Gustavo Caponi

RÉQUIEM POR EL CENTAURO

APROXIMACIÓN EPISTEMOLÓGICA A LA BIOLOGÍA EVOLUCIONARIA DEL DESARROLLO

Centro de Estudios
Filosóficos, Políticos y Sociales
Vicente Lombardo Toledano

Nacido en Rosario (Argentina) en 1961, Gustavo Caponi se graduó en filosofía por la Universidad Nacional de Rosario en 1984, institución donde comenzó su carrera en la enseñanza superior. En 1992 obtuvo el título de doctor en lógica y filosofía de la ciencia en la Universidade Estadual de Campinas, y desde 1993 es docente en la Universidade Federal de Santa Catarina. Actualmente es becario del Conselho Nacional de Desenvolvimento Científico e Tecnológico del Brasil.

Entre septiembre de 1999 y agosto de 2000, fue investigador visitante en el equipo REHSEIS, de Paris VII. En 2004, profesor visitante en la École de Hautes Études en Sciences Sociales, de París, y en la Universidad Nacional de Colombia (sede Bogotá). En 2007, profesor visitante en la Université de Bourgogne, y en el primer semestre de 2011 se desempeñó como investigador visitante en el Institut d'Histoire et de Philosophie des Sciences et des Techniques de la Sorbonne.

Además de haber publicado más de un centenar de trabajos (la mayor parte de ellos sobre temas de filosofía e historia de la biología) en diversas antologías y revistas especializadas latinoamericanas y europeas, Gustavo Caponi también es autor de cuatro libros: *Georges Cuvier: un fisiólogo de museo* (Universidad Nacional Autónoma de México, 2008); *Buffon* (Universidad Autónoma Metropolitana, 2010), y *La segunda agenda darwiniana: contribución preliminar a una historia del programa adaptacionista* (Centro de Estudios Filosóficos, Políticos y Sociales Vicente Lombardo Toledano, 2011), *Funçao e desenho na biologia contemporânea* (Associação Scientiae Studia, São Paulo, 2012).

RÉQUIEM POR EL CENTAURO

CENTRO DE ESTUDIOS FILOSÓFICOS, POLÍTICOS
Y SOCIALES VICENTE LOMBARDO TOLEDANO

DIRECCIÓN GENERAL
Marcela Lombardo Otero
SECRETARÍA ACADÉMICA
Raúl Gutiérrez Lombardo
COORDINACIÓN DE INVESTIGACIÓN
Cuauhtémoc Amezcua
COORDINACIÓN DE SERVICIOS BIBLIOTECARIOS
Javier Arias Velázquez
COORDINACIÓN DE PUBLICACIONES Y DIFUSIÓN
Fernando Zambrana

Primera edición 2012
© CENTRO DE ESTUDIOS FILOSÓFICOS, POLÍTICOS
Y SOCIALES VICENTE LOMBARDO TOLEDANO

Calle V. Lombardo Toledano num. 51
Exhda. de Guadalupe Chimalistac
México, D. F., c.p. 01050
tel: 5661 46 79; fax: 5661 17 87
e-mail: lombardo@servidor.unam.mx
www.centrolombardo.edu.mx

ISBN 978-607-466-050-0

SERIE ESLABONES EN EL DESARROLLO DE LA CIENCIA

La edición y el cuidado de este libro estuvieron a cargo
de la secretaría académica y de las coordinaciones
de investigación y de publicaciones del CEFPSVLT

Ilustración de la cubierta: Copa (*Kylix*) con escena de la Centauromaquia.
Combate entre un guerrero lapita y un centauro. Arcaico tardío, ca. 480 AC.
Museo de la Universidad de Pennsylvania.

Gustavo Caponi

RÉQUIEM POR EL CENTAURO

APROXIMACIÓN EPISTEMOLÓGICA A LA BIOLOGÍA EVOLUCIONARIA DEL DESARROLLO

Centro de Estudios
Filosóficos, Políticos y Sociales
Vicente Lombardo Toledano

PARA ROLO, QUE EN 1983 ME PRESENTÓ A STEPHEN JAY GOULD.
Y PARA SONOMAN, QUE SIEMPRE CREYÓ EN MÍ,
SIN NUNCA DEJAR DE VERANEAR EN JURERÊ

AGRADECIMIENTOS

Escrito en su mayor parte durante el primer semestre de 2011, mientras realizaba una estancia en el Institut d'Histoire et de Philosophie des Sciences et des Techniques de la Sorbonne, este libro es el resultado de un proyecto de investigación subsidiado por el CNPq, y desarrollado en la Universidad Federal de Santa Catarina entre marzo de 2008 y febrero de 2011. Estoy en deuda, por eso, con esas tres instituciones que me dieron las condiciones para llevar a cabo mi trabajo.

La reflexión filosófica, sin embargo, precisa de algo más que apoyos y espacios institucionales. Para mí, por lo menos, ella es imposible sin interlocutores efectivos. En el caso del trabajo que aquí presento, han sido muy importantes las discusiones e intercambios de opiniones que, en la última década, mantuve con cuatro queridos y respetados colegas que no quiero dejar de mencionar. Ellos son Eugenio Andrade, de la Universidad Nacional de Colombia; João Francisco Botelho, de la Universidad Nacional de Chile; Maximiliano Martínez, de la Universidad Autónoma Metropolitana, y Charbel Niño-El Hani, de la Universidade Federal da Bahia. Este libro es la continuación, o el decantado, de nuestras siempre gratas e iluminadoras conversaciones, algunas sostenidas en la ladera de los Andes y otras en el litoral, sur y noreste del Brasil.

Si de conversaciones se trata, tampoco puedo dejar de mencionar aquellas que mantuve con Dixie durante nuestras marchas sin querellas por el Bois de Vincennes. Su escucha paciente, y definitivamente desinteresada, fue la ocasión para redondear más de una idea y descubrir el remate de varios argumentos. Las tardes y la luna saintmandeanas fueron testigos de ello. Por su parte,

también los editores de THEORIA fueron testigos de lo provechosas que me resultaron las observaciones que Mario Casanueva, de la Universidad Autónoma Metropolitana, hizo con relación a mi trabajo sobre Lancelot Whyte que, después de varias modificaciones, vino a constituirse en el cuarto capítulo de este libro.

Quiero agradecer, por fin, otra vez y siempre, el apoyo que el Centro de Estudios Filosóficos, Políticos y Sociales Vicente Lombardo Toledano continúa dándo a mi trabajo. En ese sentido, me siento en deuda con toda la tripulación del Centro, y en el caso de este libro mi deuda con Fernando Zambrana es particularmente importante. Fue él, en definitiva, quien me dio la bandera verde para comenzar a escribirlo.

ÍNDICE

INTRODUCCIÓN 1

I.
EL PRIMER PILAR DE LA SABIDURÍA EVOLUCIONISTA
IDEAL DE ORDEN NATURAL Y OBJETIVO EXPLICATIVO
DE LA TEORÍA DE LA SELECCIÓN NATURAL 15

EL PROBLEMA DE DARWIN 17
LA NOCIÓN DE IDEAL DE ORDEN NATURAL 23
EL ENIGMA DE LAS FORMAS QUE SE BIFURCAN 26
EL GRADO CERO DE LAS EXPLICACIONES
POR SELECCIÓN NATURAL 32
LA NAVAJA DE DARWIN Y LA NAVAJA DE HENNIG 35
EL EQUILIBRIO DE HARDY-WEINBERG 39
NATURALEZA Y CONDICIÓN DE POSIBILIDAD
DE UN HECHO EVOLUTIVO 44
LOS LÍMITES DE LO DARWINIANAMENTE DECIBLE 46

II.
EL SEGUNDO PILAR DE LA SABIDURÍA EVOLUCIONISTA
IDEAL DE ORDEN NATURAL Y OBJETIVO EXPLICATIVO
DE LA BIOLOGÍA EVOLUCIONARIA DEL DESARROLLO 49

CONSTREÑIMIENTOS ONTOGENÉTICOS DE LA EVOLUCIÓN 52
EXPERIMENTOS ECOLÓGICOS
Y EXPERIMENTOS ONTOGENÉTICOS 57
LAS IMPOSICIONES DE LA AGENDA ONTOGENÉTICA 63
LOS LÍMITES DE LO POSIBLE 69
LA UNIDAD DE TIPO 74
LO CONCEBIBLE, LO POSIBLE, LO PERMISIBLE 78
¿DE QUÉ MORFOESPACIO HABLAMOS? 80
RÉQUIEM POR EL CENTAURO 83
EL ENIGMA DE LAS FORMAS QUE SE ARRACIMAN 88

III.
ORGANISMOS Y LINAJES
LA BIOLOGÍA EVOLUCIONARIA DEL DESARROLLO COMO CIENCIA HISTÓRICA DE CAUSAS REMOTAS 93

CAUSAS PRÓXIMAS Y CAUSAS REMOTAS 96
PRECISIÓN Y AMPLIACIÓN DEL CONCEPTO DE CAUSA REMOTA 99
AQUELLA VIEJA CURRUCA DE MAYR 102
DE LO ECOLÓGICO A LO EVOLUTIVO 107
DE LO ONTOGENÉTICO A LO FILOGENÉTICO 111
BIOLOGÍA EVOLUCIONARIA DEL DESARROLLO Y MACROEVOLUCIÓN 116
LA EVO-DEVO COMO CIENCIA HISTÓRICA 120
UNA HISTORIA NATURAL DE LABORATORIO 123

IV.
LOS DARWINISTAS SON DE MARTE; LOS ESTRUCTURALISTAS SON DE VENUS
EL CONTROL DE LA FILOGENIA POR LA ONTOGENIA EN CLAVE VARIACIONAL 125

ORGANICISMO SIN ANTIDARWINISMO 128
INTEGRACIÓN Y DESARROLLO 131
SELECCIÓN INTERNA Y SELECCIÓN NATURAL 137
LAS CONDICIONES COORDINATIVAS DEFINEN LAS SENDAS POSIBLES DE LA EVOLUCIÓN 146
IRREVERSIBILIDAD Y ACUMULACIÓN EVOLUTIVA DE LOS EFECTOS DE LA SELECCIÓN INTERNA 149
LOS DARWINISTAS SON DE MARTE; LOS ESTRUCTURALISTAS SON DE VENUS 153
UNA REFORMULACIÓN DEL TRIÁNGULO APTATIVO 156
EL COMPROMISO SELECCIONISTA DE LA BIOLOGÍA EVOLUCIONARIA DEL DESARROLLO 158

IV.
COLOFÓN 165

NOTAS 169

BIBLIOGRAFÍA 177

INTRODUCCIÓN

En el medio siglo que va de 1940 a 1990, la marcha de la biología evolucionaria estuvo regida por la hegemonía de la síntesis neodarwiniana y por el acatamiento, casi unánime, del dogma central de dicha síntesis: el primado de la teoría de la selección natural como clave última para entender los fenómenos evolutivos. En ese medio siglo, es cierto, la síntesis enfrentó y respondió retos importantes, como el planteado por la teoría neutralista de la evolución molecular (Kimura, 1991; 1998). Además, se vio sacudida por marcadas disidencias internas (Futuyma, 2010), como las suscitadas por el advenimiento de la sistemática filogenética [1] (Hennig, 1968) y por las polémicas sobre las relaciones entre microevolución y macroevolución [2] (Gould, 1983). Sin embargo, esos desafíos y esas polémicas se saldaron sin que nunca se llegase a cuestionar frontalmente, ni siquiera en el caso de la teoría neutralista [3], el lugar central que le era adjudicado a la teoría de la selección natural. Pese a todas esas vicisitudes, ésta nunca dejó de ser considerada como el eje articulador fundamental, y en ese plano único, de toda la biología evolucionaria [4].

La teoría de la selección natural se constituyó así en la referencia básica, y casi exclusiva, de toda la reflexión epistemológica sobre la biología evolucionaria que floreció entre 1960 y 1999. Desde "Cause and effect in biology", de Ernst Mayr (1961), pasando por *Philosophy of Biological Science,* de David Hull (1974), hasta obras tan influyentes como *The Nature of Selection,* de Elliott Sober (1984) e *Instrumental Biology,* de Alexander Rosenberg (1994), la filosofía de la biología evolucionaria ha sido, por lo general, un esfuerzo por elucidar y establecer los principios rectores y los conceptos constitutivos de esa teoría que Darwin comenzó a delinear en 1859. Fue el patrón y el modelo de lo que la biología evolucionaria debía y podía ser [5] (Amundson, 2008, p. 265).

En forma análoga a como Kant hizo en su momento con la física newtoniana, al erigirla en paradigma y referencia de toda ciencia natural posible, los filósofos de la biología asumieron a la teoría de la selección natural, sus presupuestos, sus conceptos fundamentales, y al elenco de factores de cambio y permanencia por ella reconocidos, como la clave para definir los límites y las condiciones de posibilidad de toda esa ciencia surgida con la revolución darwiniana [6]. Para ellos, hacer biología evolucionaria no podía ser otra cosa que aplicar, ampliar el alcance y, eventualmente, superar las dificultades de la teoría de la selección natural.

Ese compromiso entre reflexión filosófica y posiciones científicas, como lo observó Ron Amundson (2005, p. 2), repitiendo —seguramente sin saberlo— una vieja lección de Gaston Bachelard (1973[1951], p. 133), "es perfectamente comprensible y no podría haber sido de otro modo. Los filósofos de la ciencia deben asumir al conocimiento científico contemporáneo como su punto de partida, y no deben arrogarse una sabiduría superior a la de sus colegas científicos". Pues bien, lo cierto es que, hoy por hoy, esa situación ya no es ni sostenible ni justificable. El surgimiento y la consolidación de ese nuevo capítulo de la biología evolucionaria que es la biología evolucionaria del desarrollo (Müller, 2007a), también llamada evo-devo (Gilbert, 2003), obliga a reconsiderar y a rediscutir algunos aspectos centrales de esa concepción de la biología evolucionaria, que la filosofía de la biología construyó a la luz y al abrigo de la nueva síntesis (El Hani y Almeida, 2010, p. 23). Es a eso que este libro apunta.

Para explicar la evolución, nos dicen los teóricos de la biología evolucionaria del desarrollo, además de comprender las vicisitudes de la lucha por la existencia y de conocer las contingencias que pueden modificar el teatro en el que esa lucha ocurre, también es necesario prestar atención a los fenómenos ontogenéticos y reconocer que éstos imponen limitaciones, direccionamientos y secuencias a los fenómenos evolutivos [7]. Limitaciones, direccionamientos y secuencias que pueden y deben ser entendidas con relativa independencia de la teoría de la selección natural. Para la evo-devo es fundamental aquello que Ron Amundson (2005, p. 176) llamó "principio de completud causal": "Para producir una modificación en la forma adulta, la evolución debe modificar el proceso embriológico responsable por esa forma. Por eso, para

comprender la evolución es necesario comprender el desarrollo". Dado que un ciclo ontogenético no puede ser modificado de cualquier modo y en cualquier orden, el conocimiento que se obtenga sobre la posibilidad y las secuencias a las que deben obedecer esas alteraciones será crucial para entender la senda recorrida por la evolución (El Hani y Almeida, 2010, p. 13).

Esto puede resultar demasiado obvio (Devilliers y Chaline, 1993, p. 67). Hasta se podría sospechar que nada puede haber demasiado nuevo y problemático en ese interés por el desarrollo. De hecho, los evolucionistas del siglo XIX ya habían usado la evidencia embriológica para reconstruir el árbol de la vida [8]. Darwin (1859, p. 439 y ss.) así lo sugirió y su propuesta fue tomada muy seriamente por Fritz Müller (1864, p. 74 y ss.) y Ernst Haeckel [9] (1947[1868], p. 452 y ss.). Por su parte, a lo largo del siglo XX, nunca dejaron de escucharse voces, como las de Garstang (1922), Goldschmidt (1943) y Waddington (1957; 1961), que intentaron rescatar la importancia que los procesos ontogenéticos podrían tener para la biología evolucionaria (Futuyma, 2010, p. 12). En cierto sentido, la evo-devo podría parecer sólo una exploración de los terrenos que estos biólogos ya habían descubierto, y en el último capítulo veremos que, desde un punto de vista conceptual aunque no empírico, eso es efectivamente así en el caso de Lancelot Law Whyte (1965).

Por razones teóricas e institucionales que aquí no cabe profundizar, la embriología fue dejada de lado en esa gran refundación del darwinismo que dio lugar a la nueva síntesis [10]. La disciplina piloto de esa síntesis fue la genética de poblaciones (Müller, 2007a, p. 947; Martínez, 2009, p. 152), entendida como el resultado de la convergencia entre la teoría de la selección natural y la genética de la trasmisión desarrollada por Morgan [11]. Dicha confluencia fue un matrimonio feliz y proficuo en lo que respecta a la producción de resultados empíricos y a la clarificación de muchos problemas conceptuales del darwinismo. Aun así, también fue una *entente* fundada en la misma indiferencia para con los fenómenos del desarrollo que caracterizaba a la genética de Morgan [12].

Indiferencia, por otro lado, bastante útil. Permitía estudiar los fenómenos evolutivos sin aguardar por la postergada clarificación de los procesos ontogenéticos. Éstos podían ser dejados en la misma caja negra en que Morgan los había puesto, y la evolu-

ción podía estudiarse considerando sólo el *input* genético y el *output* fenotípico, que entraba y salía de esa galera misteriosa y todavía envuelta en brumas vitalistas (Robert, 2002, p. 592; Linde Medina, 2010, p. 37). Los beneficios de esa decisión metodológica fueron muchos. El costo fue que una parte importante de la biología evolucionaria del siglo XIX quedó marginada y hasta proscrita (Pigliucci, 2007, p. 274-5).

Esa situación sólo comenzó a revertirse en los últimos veinte años con el surgimiento de una nueva biología del desarrollo pertrechada por los recursos conceptuales y experimentales de la biología molecular [13]. Esos instrumentos permitieron abrir y examinar el funcionamiento de la caja negra de Morgan, y ahí dentro, cifrados en la filigrana molecular de los mecanismos de desarrollo, se encontraron huellas inesperadamente significativas de la evolución. Es decir, al mismo tiempo en que los procesos del desarrollo pudieron ser mejor analizados, también surgieron algunos descubrimientos relevantes para la propia biología evolucionaria [14]. En el estudio de la ontogénesis comenzaron a encontrarse algunas claves importantes para el estudio de la filogénesis. No sólo para reconstruirla, a la manera de Fritz Müller y Ernst Haeckel (Amundson, 2008, p. 256), sino también para explicarla. Nacía así la biología evolucionaria del desarrollo, y con ella se rehabilitaba una parte importante del pensamiento evolucionista [15].

Ese retorno de la ontogenia al centro de la agenda evolucionista no podía dejar de ser problemático. Además de suponer el cuestionamiento de la centralidad exclusiva de la teoría de la selección natural en el edificio de la biología evolucionaria (Martínez, 2009, p. 153), y además de sacar a la ontogenia de su lugar de mero paciente de la filogenia, erigiéndola en un factor capaz de controlar a esta última, la emergencia de la evo-devo también implica una reformulación drástica del cuestionario evolucionista. Son el tipo de innovaciones que además de revisiones teóricas, implican cambios profundos en los objetivos cognitivos de una disciplina, y que nunca son ni fácilmente comprensibles ni rápidamente asimilables. Tales innovaciones parecen amenazar la propia identidad del campo disciplinar en el que ocurren.

Es por eso que si queremos entender esa nueva biología evolucionaria, esa otra nueva síntesis en ciernes, tendremos que revisar, ampliar y reformular mucho de lo hasta ahora dicho o presupues-

to sobre qué es esa ciencia. Dentro de ella parece caber más de lo que se había supuesto. No asumir ese hecho puede poner a la filosofía de la biología en el triste papel de simple guardiana de una ortodoxia perimida. Sin pretender arrasar, o siquiera despreciar, lo ya construido por la nueva síntesis, los teóricos de la evo-devo, tal como lo grafica la imagen propuesta por Wallace Arthur (2004a, p. 72), están construyendo un segundo pilar de la biología evolucionaria. Un pilar complementario, independiente de aquel constituido por la teoría de la selección natural y su cambiante ejército de hipótesis auxiliares. Una segunda teoría de la evolución está siendo ahora construida. La filosofía de la biología puede y debe contribuir a clarificar sus contornos y su arquitectura, a tornar más claros sus supuestos y conceptos fundamentales, y a mostrar cómo es que ella se articula con su hermana mayor.

El presente sancionado de la biología evolucionaria ya no es el del neodarwinismo. Están ocurriendo cambios teóricos de envergadura y se hace necesario que la filosofía de la biología asuma y examine ese nuevo *status quo* epistemológico que está en proceso de consolidación. Por lo mismo que es necesario, ese trabajo también es posible [16]. Para realizarlo ya se puede recurrir a las incipientes y esclarecedoras síntesis conceptuales de algunos teóricos de la biología evolucionaria del desarrollo como Brian Hall (1992), Rudolf Raff (1996), Adam Wilkins (2002) y Wallace Arthur (2011). Estos trabajos, como lo hicieron las obras clásicas del neodarwinismo que sirvieron de base a las reflexiones de la filosofía de la biología de la segunda mitad del siglo XX, plantean con claridad los problemas conceptuales más fundamentales que suscita el surgimiento de la evo-devo. Esos planteamientos ya nos dan una buena y suficiente primera base para la reflexión epistemológica que es necesario emprender.

Creo, además, que ese esfuerzo reflexivo puede contribuir al propio progreso y no sólo a la mera comprensión de la biología evolucionaria. Sin incurrir en el error de pretender resolver cuestiones empíricas o especulativas propias de la investigación científica, la reflexión filosófica puede allanar el camino de la ciencia disolviendo los malos entendidos epistemológicos, los pseudoproblemas y las falsas antinomias que los cambios teóricos, inevitablemente, suscitan (Griesemer, 2011, p. 332). Dificultades todas

estas que pueden obstaculizar la articulación de esa segunda síntesis en vías de constitución (Love, 2010, p. 434). Acompañada de las turbulencias y confusiones que toda transición teórica suscita, ya está naciendo una nueva biología evolucionaria, más amplia y más poderosa que la neodarwiniana. Los filósofos de la biología pueden contribuir a acelerar ese parto y a disminuir sus dolores. Hasta ahora, podríamos decir, la filosofía de la biología sólo ha interpretado a la biología evolucionaria, legitimando el régimen epistemológico definido por la nueva síntesis. La coyuntura actual puede darle la oportunidad de ayudar a transformarla.

La situación es, en efecto, propicia para eso. En la década de los setenta, cuando la filosofía de la biología se consolidó como un campo específico de la filosofía de la ciencia, la nueva síntesis ya estaba cómodamente instalada desde hacía tres décadas, y en esa *pax neodarwiniana* sólo había espacio para reflexionar sobre lo ya instituido. Ahora, en cambio, asistimos a un periodo revisión que al mismo tiempo que exige más de la reflexión epistemológica, también nos da la oportunidad para que, por una vez al menos, podamos oficiar más de gallos que de búhos. Conste que digo gallos y no zorzales de una aurora todavía lejana y dudosa. A los filósofos les va muy mal cuando confunden ambas cosas y posan de profetas, sea de una revolución política o de una revolución epistemológica. Quiero decir que no es de la anunciación de un *nuevo paradigma* de lo que se está hablando. La evo-devo ya está aquí (Botelho, 2011a, p. 63) integrándose, aunque no sin suscitar algunas resistencias y muchas reticencias en el devenir efectivo de la biología evolucionaria.

Se trata, entonces, de reconocer ese hecho y de asumir sus consecuencias. Al hacer esto, la reflexión filosófica podrá contribuir a que la relación entre ese nuevo dominio de los estudios evolucionarios y los desarrollos clásicos de la teoría de la selección natural sea mejor comprendida, evitándose así las polémicas estériles y sin valor real para la ampliación del conocimiento y para la explicación de los fenómenos evolutivos. Ese es el espíritu que animará las páginas que siguen. En ellas intentaré mostrar que hay, en efecto, una gran novedad en el dominio de la biología evolucionaria, pero que eso no implica una impugnación de aquello que la nueva síntesis consideró como sus conquistas más relevantes (Müller, 2007a, p. 947; Minelli, 2010, p. 222). Estamos

ante una gran transformación que tiene la forma de una concertación a ser articulada y no la de una revolución ante la cual sólo quepa plegarse o resistirse, entregarse o morir [17].

La novedad en curso es importante porque ese segundo pilar al que aludió Wallace Arthur entraña algo más que un nuevo dominio de estudios. En él se está tramando toda una nueva teoría sobre los fenómenos evolutivos, una teoría distinta de la teoría de la selección natural. Una teoría que, ofreciéndose como complementaria y no como contraria o alternativa esta última, tampoco puede considerarse su mera subalterna. 'Distinta', lo subrayo, no significa 'opuesta' o 'rival'. Digo 'distinta' para reafirmar que ella no es una mera teoría auxiliar, o un nuevo recurso llamado a incrementar el poder explicativo de la teoría de la selección natural. La teoría que se está entretejiendo en el dominio de la evo-devo persigue objetivos que le son propios y que siempre fueron ajenos a la teoría de la selección natural. Es justamente eso lo que la define como una teoría nueva e independiente de aquélla. Por esta misma razón puede ser distinta de la teoría de la selección natural sin por eso oponérsele.

La teoría de la selección natural no está amenazada por el surgimiento de la biología evolucionaria del desarrollo, ni tendrá que modificarse significativamente para poder absorber los resultados que la evo-devo venga a producir. Por su parte, la biología evolucionaria, como un todo, sí se verá restructurada. Su centro de gravedad, ciertamente, se desplaza del eje definido por la teoría de la selección natural, aunque esta última, entendida como una teoría fundamental dentro de ese universo disciplinar mayor, difícilmente se vea intrínsecamente afectada por el cumplimiento de las promesas de la biología evolucionaria del desarrollo. Con la teoría de la selección natural acontecerá algo semejante a lo que ya ocurrió con ella cuando la articulación de la nueva síntesis. Ésta le dio una nueva forma a la biología evolucionaria, pero no modificó sustancialmente lo que Darwin había dicho sobre la selección natural en sí misma.

La teoría de la selección natural, hay que entenderlo y siempre recordarlo, es anterior al mendelismo y a la nueva síntesis. Sus lineamientos fundamentales, aún vigentes, se establecieron en *Sobre el origen de las especies*. Darwin, como bien lo ha dicho Michael Ghiselin,

> obtuvo un gran éxito al crear aquello que hoy continúa siendo nuestra teoría evolucionaria básica, sin ningún conocimiento de las leyes de Mendel o de los principios de la moderna genética de poblaciones. Las objeciones al darwinismo que surgieron después del redescubrimiento de las leyes de Mendel se debieron más a una falta de compresión de la genética por parte de los propios genetistas, que a algo que estuviese errado en la selección natural (Ghiselin, 1997, p. 4).

La nueva síntesis no adecuó la teoría de la selección natural a las leyes de Mendel. Ella mostró cómo la teoría formulada por Darwin se podía servir de dichas leyes, y de sus consecuencias, para mejor cumplir con sus cometidos. Así, en tanto y en cuanto ella es histórica y lógicamente anterior a la nueva síntesis, la teoría de la selección natural puede sobrevivir indemne a cualquier reformulación o cataclismo que dicha síntesis pueda llegar a sufrir.

Claro que la situación actual, de acuerdo con lo que estoy diciendo, no es como la que se planteaba en los orígenes de la nueva síntesis. Ahora no se trata de que la teoría de la selección natural absorba a otra teoría y la coopte como parte de su cinturón protector de hipótesis auxiliares. Se trataría de una nueva teoría que estaría siendo edificada al lado de aquella, y por esa razón la convivencia entre ambas teorías es más sencilla y más fácil de aceptar. De hecho, la evo-devo no ha alentado nada semejante a la onda antidarwiniana estimulada por el redescubrimiento de las leyes de Mendel [18]. Se puede prever que en el futuro próximo surgirá una fecunda cooperación entre las líneas de investigación que obedezcan al marco de referencia ya establecido por la teoría de la selección natural y aquellas que obedezcan a los lineamientos de la biología evolucionaria del desarrollo. Ahora bien, para justificar esa confianza, es necesario que tengamos alguna claridad sobre la naturaleza de nueva teoría.

Entre en 1945 y 1990, cuando la biología evolucionaria estaba hegemonizada por el neodarwininismo, la pregunta por cuál era *la* teoría de la evolución era casi retórica. La respuesta no podía ser otra que 'la teoría de la selección natural'. Se podía discutir cuál era la formulación exacta y cuáles los supuestos de la misma. Se podía también discutir cuáles eran las hipótesis auxiliares que ella debía y podía aceptar para cumplir con sus objetivos explica-

tivos, y cuáles otras teorías biológicas, siempre consideradas como sus posibles subalternas, eran compatibles con ella. Lo que sólo algunos pocos *outsiders* se atrevían a cuestionar era que esa teoría definía, por sí sola, las coordenadas en la que los fenómenos evolutivos debían situarse para ser explicados. Esa situación hoy ha cambiado. Ahora hay una nueva teoría en juego y su jerarquía epistemológica no es menor a la de la teoría de la selección natural.

Dicha teoría, claro, no es fácilmente individualizable. Como ocurrió inicialmente con la propia teoría de la selección natural, carece todavía de una formulación totalmente explícita y sistemática. Está, por el contrario, diseminada y tácitamente supuesta en los desarrollos conceptuales y en los resultados empíricos de la evo-devo. Si prestamos atención a los problemas que esos desarrollos y esos resultados pretenden resolver, podremos ver que se trata de problemas que pueden ser planteados, y resueltos, con relativa independencia de la propia teoría de la selección natural. Se trata, por decirlo de otro modo, de problemas que responden a preguntas que esta última teoría no sólo no procura ni precisa responder, sino que ni siquiera permite plantear. Esa diferencia de objetivos explicativos, según espero poder mostrar, ni es una simple diferencia pragmática, ni es una simple diferencia de intereses. Obedece al hecho de que la biología evolucionaria del desarrollo responde a aquello que, siguiendo a Stephen Toulmin (1961, p. 44 y ss.), caracterizaré como un ideal de orden natural diferente de aquel presupuesto por la teoría de la selección natural.

Para Toulmin (1961, p. 45), conforme lo veremos en el primer capítulo, los ideales de orden natural son presupuestos que para una teoría particular definen lo que es el caso cuando nada ocurre. Esos ideales establecen el horizonte de permanencia sobre el cual irrumpen los hechos a ser explicados por dicha teoría. Un ideal de orden natural define el estado o el devenir de las cosas que, dada una determinada teoría, se considera obvio, natural, normal, de por sí comprensible y, por eso, carente de toda necesidad de explicación. Es precisamente el desvío o la ruptura de ese orden ideal lo que aparecerá como merecedor de las explicaciones que, a partir de esa teoría, quepa formular. La individualización de un ideal de orden natural puede constituir un buen recurso para establecer la existencia y los perfiles más generales de una teoría, aun cuando esta última no haya sido plenamente articulada y

explícitamente formulada por aquellos que de hecho la están aplicando.

Una teoría, quiero decir, puede ser identificada y reconstruida, o por lo menos vislumbrada, partiendo de una correcta elucidación del ideal de orden natural que le da sentido, y eso es lo que aquí intentaré hacer con esa segunda teoría de la biología evolucionaria que, según digo, está siendo edificada por los cultores de la evo-devo. Mi tesis es que de la misma manera en que la permanencia de la forma ancestral primitiva puede ser considerada como el ideal de orden natural de la teoría de la selección natural (Caponi, 2004), la postulación de un morfoespacio virtual regularmente ocupado (Martínez, 2008, p. 75 y ss.), definiría el ideal de orden natural de la biología evolucionaria del desarrollo. Dado que la noción de morfoespacio será central en mi argumentación, y recurrente en mi exposición, prefiero dejarla explícitamente definida desde el inicio. A tal fin me valdré, ahora mismo, de la definición que de ella ha dado Gerd Müller (2007a, p. 946): "matriz tridimensional de morfologías posibles que es mayor que el conjunto de morfologías efectivamente realizadas en la naturaleza".

Una inflexión muy importante de mi argumentación será justamente la delimitación de qué es lo que debe entenderse por 'morfologías posibles'. Las secciones sexta y séptima del segundo capítulo estarán consagradas a esa cuestión. Por ahora déjeseme simplemente decir que mientras la teoría de la selección natural nos provee los recursos para explicar la razón de ser de cada ocupación efectiva del morfoespacio producida por la evolución, la biología evolucionaria del desarrollo pretende darnos a conocer los factores que, con independencia de la selección natural, explican el hecho de que la ocupación efectiva del morfoespacio sea inevitablemente sesgada o irregular. De eso trataría, como acabo de indicar, el asunto de mi segundo capítulo. Será así porque antes de proceder a elucidar lo que considero constituye el ideal de orden natural de la evo-devo, al principio en el primer capítulo, deberé dejar en claro qué es lo que entiendo constituye el ideal de orden natural de la teoría de la selección natural. Sin eso, mi contraposición entre esta última teoría y la biología evolucionaria del desarrollo resultaría ininteligible.

Esa contraposición, además, me exigirá ir en contra de una tesis muy difundida sobre los objetivos explicativos de la teoría de la

selección natural. Aludo a la idea de que esta teoría sería, fundamentalmente, una respuesta al desafío explicativo planteado por la adaptación de los seres vivos a las exigencias ambientales. Si el ideal de orden natural de la teoría de la selección natural es la permanencia de la forma ancestral, entonces su objetivo explicativo privilegiado tiene que ser la diversificación o el cambio de las formas, cosa que no coincide con lo que afirma la interpretación adaptacionista de dicha teoría, y sí coincide, como intenté mostrarlo en *La segunda agenda darwiniana* (Caponi, 2011a), con la estructura del argumento desarrollado por Darwin (1859) en *Sobre el origen de las especies*.

Ahí la problemática de la adaptación señala una dificultad esencial y una clave de resolución del desafío teórico planteado por la hipótesis de la filiación común. Ella no aparece como el principal desafío explicativo de la teoría que ahí está delineada. Lo que ahí se muestra como el principal desafío explicativo a ser superado es la diversificación de formas a partir de un ancestro común. Eso, ya lo veremos, coincide con la tesis de que el ideal de orden natural de la teoría de la selección natural no es otro que la permanencia de la forma ancestral. Si ésta permanece, nada hay para ser explicado. Pero si las formas cambian y se diversifican, entonces será menester preguntarse por qué es que eso ocurre así. Infelizmente, contrariando el siempre saludable imperativo de la brevedad, para que mi caracterización del ideal de orden natural que rige las investigaciones de la biología evolucionaria del desarrollo pueda quedar clara y debidamente justificada, tendré que demorarme en esa cuestión relativa a la teoría de la selección natural.

Creo, en efecto, que para entender la novedad entrañada por la evo-devo, debemos corregir algo de todo lo que se ha dicho sobre la teoría de la selección natural. Eso es inevitable. Los progresos científicos siempre exigen la revisión de las tesis epistemológicas previamente establecidas, aun cuando éstas traten de desarrollos teóricos anteriores. Estos progresos, para ser comprendidos, exigen precisiones que nos obligan a mirar el pasado desde una nueva perspectiva, desde la cual se ven con nitidez contornos y matices que apenas se distinguían. Es a ese tipo de revisión que apuntará mi tercer capítulo. Ahí propondré otra rectificación, mucho más puntual, de lo que comúnmente se ha

afirmado sobre la teoría de la selección natural para entender mejor con base en ello qué es lo que está ocurriendo en el dominio de la biología evolucionaria del desarrollo. Aludiré ahí, concretamente, a la polaridad próximo-remoto.

Según lo afirmado por algunos autores, los problemas planteados en el campo de la evo-devo podrían estar exigiéndonos una revisión de esa clásica distinción entre causas próximas y remotas de los fenómenos biológicos sobre la que Ernst Mayr (1961) tanto insistió. A este respecto, argumentaré en ese tercer capítulo, aunque sea cierto que la dicotomía de Mayr deba ser revisada y reformulada, tanto ésta como la distinción entre biología funcional y biología evolucionaria ameritan ser preservadas, incluso para entender en qué sentido el desarrollo puede ser relevante para el estudio de la evolución. Comprender el estatuto epistemológico de la biología evolucionaria del desarrollo, reconocer su legitimidad como parte de la biología evolucionaria, sólo nos exige comprender y formular mejor esa dicotomía, evitando, sobre todo, la identificación entre factores ecológicos y factores evolutivos en la que subrepticiamente incurrió Mayr. Una vez hecho eso, la paridad y la homogeneidad teórica de los factores ontogenéticos y los factores ecológicos que rigen la evolución, quedará más clara que si se opta por desdibujar o derogar la distinción próximo-remoto.

También aprovecharé la argumentación ahí desplegada para sugerir que aunque la acción de dichos factores ontogenéticos actuantes en la evolución pueda verificarse más allá de los límites de una población o especie particular, eso no implica ni que estemos asistiendo a un retorno del pensamiento tipológico en biología evolucionaria, ni que la biología evolucionaria del desarrollo se aparte del interés histórico que siempre ha vertebrado y dado sentido al estudio de la evolución [19]. La evo-devo, diré, pese a prosperar al abrigo de laboratorios equipados con la parafernalia tecnológica de la biología molecular, sigue siendo parte de esa historia de los seres vivos que Darwin concibió en 1859.

Por fin, en el cuarto y último capítulo, rescataré el concepto de selección interna, propuesto originalmente por Lancelot Law Whyte (1960a; 1965) en la primera mitad de los años sesenta (Reiss, 2009, p. 344; Arthur, 2011, p. 193). No haré eso con la intención de reivindicar un precursor olvidado de la biología evolutiva del

desarrollo, ni para ensayar una contribución teórica, sustantiva, a la evo-devo. Una y otra cosa son indignas de la filosofía de la ciencia. Mi recurso a Whyte tendrá una finalidad puramente epistemológica y me lo consentiré porque creo que su concepto de selección interna permite dos cosas importantes. Una es visualizar claramente el papel causal positivo, creativo y autónomo que las exigencias organizacionales de la ontogenia desempeñan en la evolución. La otra es poner en evidencia la compatibilidad y la afinidad epistemológica profunda que existe entre la teoría de la selección natural y esa otra teoría que, según digo, está articulándose en el dominio de la biología evolucionaria del desarrollo.

Considerado como un concepto autónomo y diferente al de selección natural, el concepto de selección interna puede permitirnos comprender de qué modo los hoy tan citados constreñimientos del desarrollo pueden transformarse, por sí mismos, en factores de cambios evolutivos progresivos y acumulables. Además de eso, recurrir al concepto de selección interna también sirve para hacernos comprender de qué modo esos factores organísmicos, o internos, cuya importancia para la evolución la biología evolucionaria del desarrollo hoy quiere rescatar, son posibles de ser considerados desde una perspectiva variacional o seleccional compatible, aunque no asimilable, con la perspectiva variacional que es típica de la teoría de la selección natural (Caponi, 2005).

Por otra parte, además de esos dos motivos, que creo ya justifican el retorno a las tesis de Whyte, se puede todavía citar una tercera razón para desempolvar el concepto de selección interna. Éste permite una visión unificada de los factores evolutivos destacados por la actual biología evolucionaria del desarrollo. Así, equiparándolo en su importancia epistemológica al concepto de selección natural, el recurso al concepto de selección interna puede servir para reforzar la tesis defendida en el segundo capítulo, la idea de que en el dominio de la evo-devo está articulándose una nueva teoría de la evolución compatible con, pero no asimilable a, la teoría de la selección natural. Esa segunda teoría sería, para decirlo de algún modo, la *teoría de la selección interna*, la teoría que explica cómo las exigencias organizacionales de la ontogenia inciden en la senda de la evolución.

Creo, en suma, que las tesis y el lenguaje de Whyte contribuyen, en general, a una mejor presentación de la actual biología

evolucionaria del desarrollo, y permiten una visualización más nítida de su articulación con la teoría de la selección natural. De este modo, con base en las reflexiones de un autor que quedó al margen de la historia de la biología evolucionaria, en ese último capítulo se pretenderá una suerte de recapitulación y de justificación final de lo dicho en los capítulos precedentes. Lancelot Law Whyte, creo, había delineado, *a priori* de su efectivo surgimiento, el espacio teórico en el cual, necesariamente, debía constituirse eso que hoy llamamos biología evolucionaria del desarrollo. Por eso cerraré el libro retomando sus reflexiones, hoy ya no tan olvidadas, sobre las relaciones entre ontogenia y filogenia.

I.
EL PRIMER PILAR DE LA SABIDURÍA EVOLUCIONISTA

IDEAL DE ORDEN NATURAL Y OBJETIVO EXPLICATIVO DE LA TEORÍA DE LA SELECCIÓN NATURAL[1]

De acuerdo con una interpretación ya clásica del darwinismo, explicar la adaptación de los seres vivos a las exigencias ambientales sería el objetivo central de la teoría de la selección natural [2]. Ésta, como Francisco Ayala (2010, p. 379) sugiere, habría "sido propuesta por Darwin (1859) primeramente para dar cuenta de la organización adaptativa, o diseño, de los seres vivos". Aun así, si nos remitimos a *Sobre el origen de las especies*, veremos que ahí la selección natural es primariamente presentada como una explicación de la diversificación de las formas vivas a partir de un ancestro común (Darwin, 1859, p. 5). En la introducción de dicha obra, Darwin (1859, p. 3) afirma que hay evidencias suficientes para sostener la tesis de la filiación común, pero apunta la dificultad que representa imaginar un mecanismo de modificación y diversificación capaz de producir seres cuyas partes estén mutuamente coadaptadas y, a su vez, adaptadas a las exigencias ambientales (Darwin, 1859, p. 5). De este modo, la selección natural es introducida como un mecanismo de transformación y diversificación que, al mismo tiempo, opera como un mecanismo adaptador [3].

Por su parte, si se analiza la estructura de la teoría de la selección natural atendiendo a lo que a Stephen Toulmin (1961, p. 44 y ss.) llamaría su 'ideal de orden natural', también se llega a la conclusión de que lo que para ella aparece en primer lugar como necesitado de explicación es justamente la diversificación de las formas vivas (Caponi, 2004). Aunque no haya dudas de que la selección natural permite explicar la adaptación de los seres vivos a las exigencias ambientales, y a pesar de que sea innegable que esa cuestión es muy importante para Darwin, lo cierto es que ese

análisis conceptual también nos lleva a tener que admitir que la explicación del ajuste de los seres vivos a sus condiciones de existencia no es el objetivo central de la teoría. Para Darwin, en todo caso, ese ajuste constituye una primera dificultad a ser allanada para poder sustentar la tesis de la filiación común. Al final, la explicación de cómo dicho ajuste se produce se convirtió en la mejor explicación de esa diversificación y también dio lugar a ese nuevo programa de investigación que hoy conocemos como "programa adaptacionista" (Caponi, 2010a; 2011a).

Es importante recordar que este último programa, basado en la sospecha de que cada perfil orgánico tiene una razón de ser inteligible en los términos previstos por la teoría de la selección natural, no fue el motor de la amplia mayoría de las primeras investigaciones que se desarrollaron en ese dominio (Bowler, 1996, p. 7). La consigna más oída y acatada de entonces fue 'tracen filogenias' y no 'identifiquen adaptaciones' (Caponi, 2011a, p. 3 y ss.). En consonancia con la expectativa que el propio Darwin tenía respecto de cuál debía ser el impacto de su obra sobre la historia natural [4], el emprendimiento cognitivo sobre el que se articuló y se consolidó la primera biología evolucionaria fue justamente el de reconstruir el árbol de la vida [5]. En ese programa, que cabe denominar "programa filogenético", lo que estaba en juego era la problemática de la filiación común y no la planteada por adaptación de los seres vivos a sus condiciones de vida [6].

De este modo, tanto el impacto que el darwinismo efectivamente tuvo en los modos de hacer historia natural, como el modo en el que Darwin presenta sus tesis en *Sobre el origen de las especies*, parecen corroborar la conclusión que surge de la identificación del ideal de orden natural de la teoría de la selección natural: el objetivo explicativo primero y fundamental de dicha teoría no es la explicación de la adaptación de los seres vivos a las exigencias ambientales, sino la diversificación de las formas vivas a partir de un ancestro común. Es a poner en evidencia esa coincidencia, entre lo que surge de la lectura de la obra de Darwin con lo que permite identificar el ideal de orden natural de la teoría de la selección natural, que dedicaré las próximas páginas. Dejaré de lado, y daré por supuesto en cambio, la consonancia que existe entre ese modo de entender la teoría darwiniana y el impacto más

efectivo e inmediato que tuvo en el desarrollo de la historia natural posterior a 1859 [7].

EL PROBLEMA DE DARWIN

Según muchos autores, de los cuales mencioné varios en la segunda nota de este capítulo, Darwin habría sostenido lo que Peter Godfrey-Smith (2001, p. 336) llama 'adaptacionismo explicativo', la posición según la cual, "el patente diseño de los organismos, y las relaciones de adaptación entre los organismos y su ambiente" serían "las grandes cuestiones, los hechos verdaderamente sorprendentes, en biología". Para el adaptacionismo explanatorio, "explicar esos fenómenos es la misión intelectual central de la teoría evolucionaria", y la teoría de la selección natural sería "la clave para resolver esos problemas". Ella sería la gran respuesta para el mayor de todos los problemas biológicos y Darwin, piensan los que le atribuyen ese adaptacionismo explicativo, la habría formulado principalmente para cumplir con ese cometido. Creo, sin embargo, que la lectura atenta de *Sobre el origen de las* e*species* abona otra interpretación de esa cuestión.

Aun sin poner en duda que la teoría de la selección natural resuelve, y no disuelve, satisfactoriamente el problema del diseño biológico que permite explicar la adaptación de los seres vivos a las exigencias ambientales, pienso que fue, sí, la gran respuesta, pero para otra gran pregunta, aquella que plantea la formación del árbol de la vida. Eso puede verse en este parágrafo de *Sobre el origen de las especies* en el que Darwin (1859, p. 3) apunta el nudo gordiano que esa obra procuraba desatar:

> Considerando el origen de las especies, es muy posible que un naturalista, reflexionando sobre las afinidades mutuas de los seres orgánicos, sobre sus relaciones embriológicas, su distribución geográfica, su sucesión geológica, y otros hechos semejantes, pueda llegar a la conclusión que cada especie, en lugar de haber sido independientemente creada, haya descendido, como ocurre con las variedades, de otras especies. Sin embargo, esa conclusión, aun estando bien fundada, sería insatisfactoria, si no se pudiese mostrar cómo las innumerables especies que habitan el mundo han sido modificadas a manera de adquirir esa perfección de estructura y co-adaptación que justificadamente suscita nuestra admiración.

La unidad de tipo, la semejanza general de estructura que existe entre los diferentes grupos de seres vivos, y de la cual nos dan testimonio la anatomía y la embriología comparadas, junto con ciertas evidencias de la paleontología y la biogeografía, sugieren la posible filiación común de los seres vivos [8], y es en esta filiación común que esa unidad de tipo encuentra su explicación [9] (Darwin, 1859, p. 206). Con todo, y ahí está el problema, la postulación de cualquier mecanismo capaz de hacer derivar diferentes formas de seres vivos a partir de una única forma primitiva, debería también explicar cómo es que ese proceso puede ocurrir atendiendo a esas coadaptaciones previstas por Cuvier (1992 [1812], p. 97) en su principio de la correlación de los órganos: "todo ser organizado forma un conjunto, un sistema único y cerrado, en el cual todas las partes se corresponden mutuamente, y convergen a la misma acción definitiva por una reacción recíproca". Cito aquí ese principio de Cuvier porque, como hace mucho lo remarcó Mark Ridley (1972, p. 46), en el momento en el que Darwin escribe el parágrafo antes citado, 'co-adaptación' significaba, justamente, "el exacto ajuste mutuo entre cada una de las diferentes partes del cuerpo".

'Coadaptación' no significa, y lo subrayo, la adecuación entre las estructuras de diferentes seres vivos (Caponi, 2010a, p. 127). De hecho, cuando Darwin (1859, p. 3) alude a la adecuación entre, por un lado, las patas, la cola, el pico y la lengua del pájaro carpintero, y, por otro, la actividad de capturar insectos escondidos bajo la corteza de los árboles, la palabra que él usa es 'adaptado'. 'Coadaptación' significaba esa coherencia funcional de los órganos sobre la que Cuvier había centrado sus estudios de anatomía comparada [10]. Me apuro a decir, además, que es ese mismo interés, focalizado en la organización interna del viviente, el que también guía los análisis sobre las correlaciones entre estructura y función que encontramos en las reflexiones de los teólogos naturales como William Paley (1809), William Kirby (1835), Charles Bell (1837) y Peter Roget (1840). Del mismo modo en que ocurre con los trabajos de Cuvier, muy poco hay en esas reflexiones que se aproxime a esos pormenorizados análisis de Darwin (1877) sobre los variados recursos con los que las orquídeas suelen facilitar su fecundación por parte de un insecto (Cf. Cronin, 1991, p. 102; Caponi, 2009a, p. 129).

En los escritos de esos teólogos, como Daniel Blanco (2008) lo muestra, podemos encontrar más referencias puntuales a las relaciones entre estructuras orgánicas y ambiente que las que encontramos en Cuvier. Aun así, el espíritu general de los trabajos de esos teólogos continúa siendo cuvieriano (Whewell, 1837, p. 472; 1847, p. 633). Lo que a ellos realmente les importa son, primero, las correlaciones funcionales de los órganos entre sí y, secundariamente, cierta correspondencia de éstos con el entorno físico inmediato y no con el entorno biótico (Caponi, 2006, p. 12; 2010a, p. 128). Sin embargo, y aquí volvemos al *tour de force* darwiniano, incluso esas correlaciones, destacadas tanto por los naturalistas como por los teólogos de la primera mitad del siglo XIX, le plantea una seria dificultad a las tesis transmutacionistas [11].

Conforme Darwin lo apunta, estas últimas debían ser capaces de explicar cómo las transformaciones orgánicas podían ocurrir sin conspirar contra esas correlaciones, y todavía permitir que fuesen globalmente preservadas o, si se prefiere, armónicamente reformuladas. Eso es precisamente lo que hace la teoría de la selección natural. Postula un mecanismo de transformación que es, simultáneamente, un mecanismo adaptador y también coadaptador [12]. O mejor, postula un mecanismo, la propia selección natural que, produciendo y preservando el ajuste de los seres vivos a sus condiciones de existencia, genera casi inevitablemente, conforme Darwin (1859, p. 111 y ss.) lo muestra cuando presenta su principio de divergencia, la radiación de formas supuesta en la tesis de la filiación común [13].

En un enroque conceptual casi tan inesperado y sorprendente como la maniobra de un prestidigitador, pero no por eso dudoso o ilegítimo, la dificultad que la adecuación funcional de las estructuras orgánicas planteaba a la tesis de la filiación común es erigida en la clave para explicar la diversificación de las formas vivas a partir de un ancestro común. La selección natural produce, preserva y reformula esa adecuación, generando, casi simultáneamente, dicha diversificación. Con todo, ese papel clave e imprescindible que la selección natural desempeña en el conjunto de la argumentación darwiniana, no debe hacernos perder de vista el carácter relativamente subalterno que tiene con relación a la tesis de la filiación común. Esta es la que convoca y le da su razón de ser a aquélla. Si no fuese para completar y darle plausibilidad a la

tesis de la filiación común, Darwin nunca hubiese apelado a la selección natural como mecanismo del cambio evolutivo. Contrariando a Mayr (1992, p. 102), creo que no cabe considerar a la teoría de la selección natural como si fuese una teoría independiente de la tesis de la filiación común.

Esta última, claro, sí es independiente y anterior a aquélla, y por eso pudo ser aceptada independientemente de la otra. Pero la recíproca no es válida. La teoría de la selección natural, entendida sólo como hipótesis sobre un mecanismo y no como una teoría general sobre la evolución (Gayon, 1995, p. 129 y ss.), no tiene mayor significado o importancia si no es en el contexto de esa teoría más abarcadora, cuya tesis fundamental es la idea de que todas las formas orgánicas descienden de una única forma ancestral o, en todo caso, de un grupo relativamente reducido de tales formas (Darwin, 1859, p. 484 y p. 490). No creo, sin embargo, que eso nos obligue a dejar de designar toda la teoría darwiniana con la fórmula abreviada de teoría de la selección natural. Después de todo, no deja de ser una teoría *sobre el origen de las especies* [a partir de un o de unos pocos ancestros comunes] *por medio de la selección natural*, y mi aclaración entre corchetes es redundante; en clave darwiniana 'origen de las especies' no significa otra cosa que diversificación a partir de una forma ancestral. Eso debe ser considerado al leer este célebre parágrafo de *Sobre el origen de las especies*:

> Es generalmente reconocido que todos los seres orgánicos se han formado en virtud de dos grandes leyes –*unidad de tipo* y *condiciones de existencia*. Por unidad de tipo se entiende la semejanza general de estructura que vemos en los seres orgánicos de la misma clase, y que es mayormente independiente de sus hábitos de vida. En mi teoría, la unidad de tipo se explica por unidad de filiación. La expresión condiciones de existencia [...] es plenamente abarcada por el principio de selección natural. Porque la selección natural actúa, o bien adaptando las partes variantes de cada ser a sus condiciones orgánicas e inorgánicas de vida; o bien habiéndolas adaptado durante periodos de tiempo anteriores [...]. Por lo tanto, en la medida en que ella incluye a la unidad de tipo por mediación de la herencia a las adaptaciones anteriores, la ley de las condiciones de existencia es, de hecho, la ley superior (Darwin, 1859, p. 206).

Lo que Darwin está diciendo es que la forma de los seres vivos responde siempre, y en última instancia, a la selección natural (Sober, 2009, p. 61). La forma común heredada, que es el testimonio de la filiación común, también es, al fin y al cabo, un remanente o un saldo de las presiones selectivas que antes actuaron sobre el linaje en estudio (Amundson, 2005, pp. 102-3). Pero esa afirmación nada dice de los objetivos explicativos de la teoría. Darwin no está diciendo ahí que la explicación de la adaptación de los seres vivos a lo que él entiende por 'condiciones de existencia' [14] sea un problema más importante que el planteado por el origen de las especies. Darwin no se está comprometiendo con el adaptacionismo explicativo; está destacando únicamente el papel central que la selección tiene en ese proceso que rige la diversificación y multiplicación de las formas vivas.

Si Darwin hubiese sido un adaptacionista explicativo, la problemática de la adaptación tendría un lugar mucho más destacado que el que tiene en *Sobre el origen de las especies*. Ahí sólo se discute la capacidad que la selección natural tendría de producir adaptaciones y, sobre todo, la capacidad que tendría de esculpir estructuras adaptativas complejas, en el apartado sobre "órganos de extrema perfección" que integra el capítulo sexto titulado "Dificultades de la teoría" (Darwin, 1859, p. 186 y ss.). Darwin enfrenta ahí el problema de Paley, y me parece muy significativo que esa cuestión sólo aparezca planteada como una dificultad y no como el problema u objetivo explicativo central de la teoría. Si *Sobre el origen de las especies* fuese principalmente, como Ayala (2004, pp. 52-3) sugiere, "un esfuerzo sostenido para resolver el problema de Paley [...] dentro de un marco explicativo científico", uno esperaría que esa cuestión ocupase un lugar de mayor relevancia en el desarrollo de la obra. Algo semejante puede decirse del adaptacionismo empírico, es decir, de la visión utilitaria de los rasgos orgánicos.

Darwin sabía que dicha visión era una consecuencia necesaria o un corolario de su teoría de la selección natural (Caponi, 2010a). El modo en que ésta había resuelto el problema de la diversificación de las formas vivas llevaba a considerar "cada detalle de estructura en toda criatura viviente [...], o como habiendo tenido algún uso especial para una forma ancestral, o como teniendo ahora un uso especial para los descendientes de esa forma" (Dar-

win, 1859, p. 200). Es decir, la selección natural explica cómo las formas orgánicas pueden transformarse y diversificarse atendiendo tanto a la coherencia organizacional, como a los más obvios requerimientos del entorno, postulando procesos que, necesariamente, deben producir más que esas correlaciones funcionales generales que ya habían sido reconocidas por la historia y la teología natural anteriores a 1859. Impulsada por una lucha por la vida cuya intensidad, e incluso cuya existencia, no había sido previamente reconocida por la historia natural, la selección natural no puede dejar de tallar los perfiles orgánicos en virtud de la más mínima ventaja o desventaja que éstos puedan llegar a conferir en esa lucha (Caponi, 2010a, pp. 131-3).

En sentido contrario a lo que la lectura adaptacionista de *Sobre el origen de las especies* podría hacernos pensar, ese corolario utilitarista es mencionado y discutido por Darwin (1859, pp. 194-5) en un apartado "sobre órganos de poca importancia aparente" que también integra el referido capítulo sexto sobre las dificultades de la teoría. También es digno de ser destacado el hecho que Darwin (1998[1872], p. 266) vuelva sobre ese mismo asunto en el capítulo séptimo sobre "Objeciones misceláneas a la teoría de la selección natural" que fue agregado en la sexta edición de *Sobre el origen* (Caponi, 2010a, p. 138). Si la explicación de la 'maravillosa' adaptación de los seres vivos a sus condiciones de vida hubiese sido realmente el "objetivo central" (Ayala, 2004, p. 52; 2009, p. 4), o el "mayor triunfo" (Mayr, 1983, p. 277) de la teoría de la selección natural, entonces esa visión utilitarista o adaptacionista de los perfiles orgánicos tendría que ser contabilizada más como logro que como dificultad.

Se dirá que aunque yo por ventura tuviese alguna pizca de razón en negar que la explicación del diseño orgánico haya sido el objetivo central de la argumentación desarrollada por Darwin en *Sobre el origen de las especies*, ello no quiere decir que ese no sea el objetivo explicativo central de la teoría que de hecho surge de dicha argumentación, es decir, la teoría de la selección natural. Al fin y al cabo, se podría argumentar, una cosa es la intención, subjetiva o personal, del propio Darwin, que tal vez se deje entrever en las líneas de su obra, y otra cosa totalmente distinta es la teoría que allí recién estaba comenzando a construirse y cuyos perfiles sólo se delinearían con claridad gracias al trabajo

posterior de muchos otros naturalistas. A pesar de lo anterior, creo que lo que aquí apunté como el objetivo explicativo, que parece orientar la argumentación de Darwin, coincide con lo que recurrir a la noción de ideal de orden natural nos deja ver sobre la teoría de la selección natural considerada desde una perspectiva más universal o, si se quiere, más impersonal.

Conviene, por lo tanto, que proceda a explicar el propio concepto de ideal de orden natural —que a pesar de su notoria utilidad en el análisis de las teorías científicas no ha sido mayormente aprovechado por la filosofía de la ciencia— y muestre lo que puede decirnos cuado lo aplicamos al caso que de la teoría de la selección natural. Esta explicación, casi huelga subrayarlo, será también importante porque, en el próximo capítulo, la noción de ideal de orden natural se usará para analizar los desarrollos teóricos de la evo-devo. Mi exposición, de todos modos, será breve en tanto creo que será en su aplicación al caso de la teoría de la selección natural que la noción de Toulmin quedará debidamente aclarada.

LA NOCIÓN DE IDEAL DE ORDEN NATURAL

En *Previsión y entendimiento*, Toulmin (1961, p. 57) presenta los ideales de orden natural como ejemplos de esas presuposiciones absolutas que, como Collingwood (1940, p. 31) decía en *Un ensayo sobre metafísica*, subyacen como supuestos de nuestras preguntas más fundamentales sin ser respuesta para ninguna de ellas (Brown, 1983, p. 137). Como ya lo expliqué brevemente en la introducción, son principios que para una teoría determinada o para un dominio específico de indagación definen el horizonte de constancia o de regularidad sobre el que habrán de perfilarse, como desvíos de él, los hechos que dicha teoría o dicho dominio de indagación asume como necesitados y pasibles de explicación (Losee, 1989, p. 151 y ss.). Desde esa perspectiva, podríamos decir, un hecho es lo inesperado que irrumpe sobre un horizonte de permanencia que la teoría, o el dominio de investigación en análisis, al presuponer un determinado ideal de orden natural acepta como algo obvio y autoexplicado (Toulmin, 1961, p. 63).

Un ideal de orden natural, podría haber dicho Heidegger (1985, p. 78), instaura "un ámbito en el que se muestran las cosas, es decir,

los hechos". Proponer esto, además, es lo mismo que afirmar que un hecho es aquello que, dado el horizonte de permanencia definido por un ideal de orden natural, aparece como necesitado de explicación. He ahí —no está por demás subrayarlo— una definición de 'hecho' que no alude al procedimiento metodológico, observacional o inferencial que nos pone en conocimiento de lo que ocurre. Dado un ideal de orden natural, un hecho puede ser definido simplemente como un desvío de ese orden que se presume autoexplicado. Esta es una definición epistemológica y no metodológica de lo que los hechos son. Un hecho es lo que ocurre, y lo que ocurre es siempre el desvío de un ideal de orden natural, sea cual sea el procedimiento desplegado para conocer su ocurrencia.

Como ejemplo paradigmático de esos ideales, Toulmin (1961, p. 56) nos propone el principio de inercia: todo cuerpo continúa en estado de reposo, o de movimiento rectilíneo y uniforme, a menos que sea compelido a cambiar dicho estado de movimiento por aplicación de una fuerza. Esta primera ley de Newton, dice ese autor (1961, pp. 62-3), indica que para la mecánica newtoniana la permanencia de un cuerpo en cualquiera de esos dos estados es lo esperable, lo normal, lo natural, lo que va de suyo, y por eso no requiere explicación. Lo que debe ser explicado, lo que debe ser objeto de interrogación es la salida del reposo o la salida del movimiento rectilíneo uniforme. Toda la mecánica newtoniana nos ofrece el modo de responder a esas cuestiones, permitiéndonos explicar y calcular los desvíos de ese estado u orden ideal apelando a leyes adicionales, como la ley de gravitación.

Aunque el principio de inercia hoy nos resulte obvio (Heidegger, 1985, p. 66), su importancia no debe ser subestimada. Desde su aparente pero engañosa trivialidad, éste define, al mismo tiempo cómo son las cosas cuando nada ocurre, qué significa que algo ocurra y cuál debe ser la naturaleza de la causa de ese acontecimiento que ocurre (Kant, 1989[1786], p. 134). Si un cuerpo está en reposo o en movimiento rectilíneo uniforme entonces nada ocurre. Por eso mismo nada debe ser explicado. Pero si el cuerpo se desvía de ese estado, la teoría define el repertorio de fuerzas que nos permitirían no solamente explicar y prever ese desvío, sino calcular su magnitud y su sentido. Las indagaciones deberán versar, entonces, sobre el modo en que ese repertorio de fuerzas

habrá de utilizarse y eventualmente ampliarse o modificarse, para así poder construir esas explicaciones y previsiones.

Al igual que otros aspectos de la gramática científica, los ideales de orden natural son regionales. Diferentes teorías científicas, al interior de diferentes dominios disciplinares, obedecen a ideales diferentes, y es sobre el horizonte de esos diferentes ideales de orden natural que se perfilan y cobran sentido los objetivos explicativos de cada teoría o de cada dominio específico de investigación [15]. Lo que en cada caso se considera como obvio, como natural, de por sí explicable, es distinto. Eso hace que sea diferente lo que en cada caso habrá de considerarse como desvío a ser explicado, de ese estado natural. Ideales de orden natural diferentes, al establecer las más diversas discriminaciones entre lo que necesita y no necesita explicación, generan y nos comprometen con diferentes emprendimientos explicativos. Cada uno con sus perplejidades y sus interrogantes posibles.

Sólidamente afincado en la región de lo no discutido, aunque no siempre en la de lo implícito, piénsese en el principio de inercia, un ideal de orden natural define qué es lo que debemos explicar, y que promueve polémicas sobre las explicaciones alternativas que pueden ser ofrecidas para esos hechos que piden explicación. Los ideales de orden natural, podríamos decir también, definen el eje sobre el que gira una disciplina y fijan las líneas más generales y fundamentales de su agenda de polémicas. Hacen justamente eso al sustraer de la región de lo explicable cierto estado de cosas que pasa a ser considerado obvio o natural, como prescindente de toda explicación. Es en este sentido que puede decirse que el 'movimiento rectilíneo uniforme' de la teoría de la selección natural, aquello que para ella constituye el estado natural de las cosas, su ideal de orden natural, es siempre la permanencia de la forma ancestral o, si se lo prefiere, la permanencia del estado primitivo de un carácter.

El alejamiento de esta forma ancestral, o el surgimiento de un estado derivado de ese carácter, es lo que en cada caso particular debe ser explicado. Eso es lo que debe sorprendernos y movilizar nuestros recursos explicativos. Si las especies no cambiasen y no se diversificasen, si los caracteres permaneciesen constantes, nada habría para explicar. Pero en la medida en que eso no sucede, como de hecho parece que ocurre, será preciso preguntar '¿por

qué?' Es decir, '¿por qué toda esa diversidad y ese cambio y no más bien la permanencia de la forma originaria?' Para citar un ejemplo célebre y concreto: '¿por qué todos esos diseños diferentes de pico de pinzón y no más bien un único diseño?'. He ahí una cuestión que apenas habría inmutado a Cuvier (Caponi, 2008a, p. 50 y ss.), y que fue central para el desarrollo de la teoría de la selección natural (Caponi, 2011a, p. 59 y ss.).

En la naturaleza darwiniana *differentiae non sunt multiplicanda praeter necessitatem*, y en ese sentido podemos hablar de un principio de parsimonia ontológica que funcionaría como ideal de orden natural. Ese principio podría formularse así: 'los estados de los caracteres no se multiplican sin necesidad'. Para el darwinismo, en efecto, no hay diferencia que no tenga una razón de ser, y esa razón de ser debe ser encontrada, caso a caso, con base en la teoría de la selección natural. Para cada alejamiento de la forma ancestral debe haber alguna explicación que nos muestre que esa diferenciación responde o a una presión selectiva que debe ser identificada o, en su defecto, a algunos de los otros factores de cambio que la teoría acabó admitiendo: selección sexual, deriva genética, migración o mutación. Si los pinzones de Galápagos hubiesen permanecido idénticos a sus ancestros ecuatorianos, nada de conspicuo habría en ellos. Pero ocurre lo contrario, su diversidad sorprende y pide que el ingenio darwiniano sea movilizado para darle una explicación.

EL ENIGMA DE LAS FORMAS QUE SE BIFURCAN

Se me podría objetar, lo sé, que la teoría de la selección natural no sólo busca explicar diferencias, también pretende y puede explicar semejanzas. Tal el caso, por ejemplo, de los rasgos análogos (Lorenz, 1986, p. 93). Su presencia en dos o más especies filogenéticamente distantes puede y, en general, debe ser explicada por selección natural. Eso parece ir en contra del alegato de que el objetivo explicativo propio de dicha teoría sea siempre la diferenciación o la divergencia de las formas. Es necesario entender, sin embargo, que en la teoría de la selección natural esas analogías son consideradas como el efecto colateral, superficial, como la convergencia accidental en el morfoespacio de dos procesos in-

dependientes de diferenciación cuyos puntos de partida son formas ancestrales distintas.

Pensemos, por ejemplo, en las membranas interdigitales de esa zarigüeya semiacuática, el *Chironectes minimus*, que en Brasil es conocida como *gambá d'agua* (Galliez, et al., 2009). Esta adaptación al nado constituye un carácter apomórfico, si es comparada con la ausencia de esas membranas que encontramos en las otras especies del género; especies entre las que, suponemos, también se encontraría el ancestro del *Chironectes minimus*. Ese mismo carácter constituye una homoplasia, una analogía, si es comparado con las membranas interdigitales de las nutrias. Entonces, ya sea en cuanto apomorfia o en cuanto homoplasia, ese rasgo podrá ser explicado apelando a la selección natural. En el primer caso, se tratará, claramente, de la explicación de una diferencia y en el segundo se tratará, aparentemente, de la explicación de una semejanza. Sin embargo, si analizamos más detenidamente la cuestión, veremos que la explicación de la semejanza se reduce a la explicación de la diferencia. En este ejemplo, como en cualquier caso similar, la homoplasia quedará reducida a una semejanza accidental producida por sendos procesos selectivos independientes que generaron dos apomorfias, dos diferenciaciones distintas.

Estos últimos procesos ocurren con total independencia de que la homoplasia ocurra o no. Las nutrias podrían no tener membranas interdigitales o simplemente podrían no existir, y aun así las presiones selectivas que afectaron al *gambá d'agua* producirían ese rasgo en él. Lo mismo podría decirse de las nutrias con relación a las zarigüeyas. Lo que en ellas produjo el rasgo en cuestión es un proceso tal vez semejante, pero completamente distinto e independiente del proceso que lo produjo en el *gambá* acuático. Las convergencias evolutivas no son más que el efecto de superficie de procesos independientes de divergencia a partir de formas ancestrales diferentes, y lo que la teoría de la selección natural realmente explica son esos procesos de divergencia. Aquí, igual que en los casos en donde ninguna convergencia es verificada o conocida, la verdadera pregunta es '¿por qué la especie *X* tiene un rasgo ausente en su forma ancestral *Y*?' Por eso se puede también decir que el ideal de orden natural que le da sentido a esta pregunta es esa presunción de permanencia de las formas a la que aquí se ha aludido. La pregunta clave siempre es: '¿por qué

la diferencia y no más bien la semejanza?'; '¿por qué el cambio y no la permanencia?', o incluso, '¿por qué la apomorfia y no más bien la plesiomorfia?'

Por otro lado, es también importante reparar en el hecho de que lo que aquí fue considerado como explicación de una apomorfia es, al mismo tiempo, la explicación de una adaptación. Esto no tiene por qué ser así en todos los casos. Las divergencias morfológicas pueden ser también el resultado de procesos de deriva genética y migración. De hecho, en casos como el de las membranas interdigitales del *gambá d'agua*, la coincidencia entre la explicación de la divergencia y la explicación de la adaptación es clara. En la perspectiva de la teoría de la selección natural, explicar una adaptación es, básicamente, explicar un proceso de divergencias morfológicas o etológicas producidas por presiones selectivas que premiaron cada uno de los pasos de dicho proceso. Esto lo subraya muy bien Robert Brandon (1990, p. 171) cuando, en *Adaptación y ambiente*, señala a la "información filogenética sobre la polaridad de rasgos" como uno de los componentes más importantes de cualquier explicación de una adaptación.

En dicha obra, Brandon (1990, p. 165) destaca cinco elementos que deberían componer una explicación idealmente completa de la adaptación:

> [1] Evidencia de que la selección natural ha ocurrido, esto es, que algunos tipos están mejor adaptados que otros al ambiente selectivamente relevante (y que eso ha resultado en reproducción diferencial); [2] una explicación ecológica del hecho de que algunos están mejor adaptados que otros; [3] evidencia de que las características en cuestión son heredables; [4] información sobre la estructura de la población tanto desde un punto de vista genético como selectivo, esto es, información sobre patrones de flujo genético y patrones de los ambientes selectivos, e [5] información filogenética concerniente a qué ha evolucionado a partir de qué, esto es, cuáles estados del carácter son primitivos y cuáles son evolucionados.

Ahora bien, cuando analiza ese *quinto elemento*, el de la información filogenética sobre la polaridad del rasgo en estudio, el propio Brandon (1990, p. 171) dice que:

> Pese a haber mencionado esa categoría al final, quizá ella debería ser listada en primer lugar, pues sin información sobre qué ha evolucionado a partir de qué, no podemos formular hipótesis significativas sobre si un rasgo es o no una adaptación.[...]. La tolerancia a metales [pesados] evoluciona en poblaciones de plantas que crecen en suelos contaminados porque los tipos tolerantes están mejor adaptados a ese ambiente que los tipos no tolerantes. Pero supóngase que todos los miembros de alguna especie de planta, o sus ancestros, fuesen ya previamente tolerantes a esos metales aun sin haber estado nunca expuestos al suelo contaminado. En este caso, el hecho de que las plantas que crecen en suelo contaminado sean tolerantes a los metales pesados no exigiría una explicación en términos de adaptación. La tolerancia a metales no sería una adaptación en esa especie, sería una *'aptación'* [*aptation*].

Es decir, si un rasgo no puede ser entendido como la modificación de otro del cual pueda decirse que es su forma derivada, entonces tampoco puede ser considerado como una adaptación. Por eso, explicar adaptaciones es lo mismo que explicar divergencias de caracteres. Es también por eso que no hay explicación adaptativa de un rasgo si ello no conlleva al mismo tiempo la explicación de una divergencia. Esto es, el fenómeno a ser explicado es primariamente entendido como una divergencia morfológica o etológica, y el considerar que esa divergencia es adaptativa funciona como una hipótesis plausible para explicarla. Se trata, insisto, de una hipótesis plausible pero no necesaria. La divergencia morfológica, como ya dije, puede también explicarse por procesos de deriva genética y migración. Puede decirse así que la suposición y la explicación de la divergencia es lógicamente anterior a la suposición y la explicación de la adaptación. Ésta no puede existir sin aquélla, pero la recíproca no es válida. En términos darwinistas, explicar una adaptación es siempre la explicación de una divergencia. Sin esta última no hay fenómeno para ser explicado. Afirmar esto es repetir que sin divergencia de caracteres no hay nada que irrumpa en el horizonte predefinido por ese ideal de orden natural que es la permanencia de la forma primitiva.

Esto vale no sólo en el caso del surgimiento de una variedad que por estar sometida a presiones selectivas diferentes, diverge morfológica o etológicamente del resto de las poblaciones de la misma especie, pudiendo dar lugar a un proceso de especiación,

sino que también vale para lo que ocurre con una población que, en su totalidad, evoluciona a partir de un estado primitivo. Tanto en el caso de la cladogénesis como en el caso de la anagénesis, la evolución en general y la adaptación en particular son siempre entendidas como procesos de divergencia o alejamiento que se apartan de una forma primitiva. Sólo que en el primer caso, cuando se piensa cladogenéticamente, se hace alusión explícita a una forma hermana que no ha sufrido ese proceso de divergencia, y en el segundo, cuando se piensa anagenéticamente, esa alusión es elidida. Incluso en este último caso, la referencia a un estado primitivo anterior, del cual el nuevo es una divergencia, sigue siendo inevitable.

Por eso, aun cuando sea verdad que la explicación de cualquier proceso cladogénetico suponga la explicación de un proceso anagenético, en el cual una población dentro de una especie diverge toda ella en una misma dirección, dando lugar a una nueva variedad o a una nueva especie, lo cierto es que, sea por referencia a la constitución inicial de toda esa población particular, sea por referencia a la constitución de la especie de la cual ella se aparta, el proceso evolutivo es siempre entendido como alejamiento o divergencia de una forma ancestral. Pongamos un ejemplo. El incremento del tamaño medio de los castores fueguinos que, se supone, ocurrió desde su llegada a Tierra del Fuego en la década de 1940, puede ser analizado con referencia exclusiva a la manada fundadora de esa población —manada que tal vez, por haber sido transportada desde Canadá con inciertos fines comerciales, haya estado compuesta por individuos en promedio mayores que la media de los castores canadienses— o puede ser analizada por referencia a sus hermanos del hemisferio norte.

En ambos casos se tratará más o menos de lo mismo. Se considerará ese putativo incremento de tamaño como divergencia a partir de una forma ancestral o primitiva, y se discutirán hipótesis sobre presiones selectivas, tal vez conjugadas con la incidencia del llamado efecto fundador para explicar dicha divergencia. En un caso se tomará como forma primitiva de referencia a los primeros castores desembarcados en la isla y en el otro a los que se quedaron en Canadá. Ya sea para pensar en ese proceso considerándolo como el posible surgimiento de una nueva variedad de castor, o bien para considerarlo como un caso interesante de evolución y

posible adaptación de toda una población sometida a cambios ambientales significativos, la indagación tendrá que tener un mismo punto de partida y apuntar a un mismo objetivo, a la referencia a una forma primitiva como condición inicial y la ocurrencia de una divergencia como hecho a ser explicado (Amundson, 2005, p. 105).

No es sólo en procesos evolutivos relativamente simples, como el incremento de tamaño o el cambio de una coloración, que ese modo de proceder se aplica. Darwinianamente, la evolución de órganos dichos 'complejos', como los ojos, es entendida de la misma forma, como una larga serie de sucesivas divergencias a partir de una forma primitiva. En realidad, no existe una explicación por selección natural del origen del ojo, como sí existe, por ejemplo, una explicación por selección natural del melanismo industrial en *Biston betularia*. Lo que existe es una explicación de por qué, en determinadas especies se ha fijado una variante de ojo distinto al de su forma ancestral. También puede existir una explicación de *por qué* en la historia evolutiva de algunos linajes, en órganos cuya función no era estrictamente hablando la visión, fueron premiadas divergencias morfológicas que posibilitaron el ejercicio de algo que pudiese merecer ese nombre (Darwin, 1998[1872], p. 228-9).

Desde las células particularmente fotosensibles hasta el ojo más humilde de un vertebrado, y desde éste hasta el ojo de un mamífero no hay más que una larga historia de sucesivos alejamientos de formas ancestrales. El ojo de un mamífero es un desvío evolutivo desde el ojo de un reptil, y el ojo más simple de un molusco es un desvío morfológico a partir de un órgano ciego. La teoría de la selección natural es la que nos lleva a sospechar que cada uno de esos desvíos pudo acarrear alguna mínima ventaja para la forma de vida en la que ocurrió (Darwin, 1859, p. 486). La explicación de eso que Ayala llama 'complejidad adaptativa' nunca podrá ser, y no precisa ser, otra cosa que la larga cadena de explicaciones dadas para sucesivos y en general minúsculos, casi eleáticos, alejamientos de formas preexistentes (Lorenz, 1993, p. 146).

Formas que para cada uno de esos pasos deben ser consideradas como el estado o la forma primitiva de la conformación a ser explicada. Y es siempre prudente recordar que la ventaja implicada en cada uno de esos pasos no tiene por qué buscarse siempre

en el mejoramiento de una función semejante a la que ese órgano cumple en aquello que nosotros estemos considerando como el fin de la serie. La historia natural del ojo no tiene por qué ser toda ella la historia de la visión. La historia de un órgano no tiene por qué ser la historia de la función que cumple en el momento en que comenzamos a analizarlo (Caponi, 2009b). La historia de las plumas, por ejemplo, no es la historia del vuelo (Allano y Clamens, 2010, p. 297 y ss.).

EL GRADO CERO DE LAS EXPLICACIONES POR SELECCIÓN NATURAL

Se me podría objetar que el tratamiento aquí dado a la explicación de la semejanza es sesgado e incompleto porque sólo se refiere a la explicación de analogías, cuando es sabido que no son ellas sino las homologías las semejanzas que más importan en la biología evolucionaria. Ciertamente, una cosa es la mera explicación de las analogías por convergencia adaptativa, y otra cosa totalmente distinta es el tratamiento que la teoría de la selección natural propone para esas 'verdaderas' semejanzas que son las homologías. La genuina unidad de tipo, esa que se denuncia en la correspondencia estructural que existe entre los miembros delanteros del ñandú y los miembros delanteros de los murciélagos, no recibe, desde una perspectiva darwiniana, el mismo tratamiento que puede recibir esa analogía funcional que existe entre las alas del gorrión y las alas de esos mismos murciélagos. En el darwinismo, como ya lo vimos al inicio de este primer capítulo, esa unidad de tipo se explica por filiación común (Darwin, 1859, p. 206). Esto parece ir en contra del alegato de que el objetivo explicativo de la teoría darwiniana se encuentra en las diferencias, y nunca en las semejanzas, entre los seres vivos.

Me anticipo a apuntar que lo que aquí estoy diciendo sobre el modo de entender o de considerar la unidad de tipo sólo vale para la teoría de la selección natural y no para la biología evolucionaria como un todo. Como Amundson (2005, p. 239-40) lo ha mostrado, lo veremos en el próximo capítulo, la biología evolucionaria del desarrollo está propiciando una explicación de la homología diferente de la explicación propuesta por el darwinismo clásico. Eso ya insinúa que las indagaciones de la evo-devo pueden entenderse como obedeciendo a una teoría complementaria y no subordi-

nada a la teoría de la selección natural. Estamos frente a una teoría que se apoya en un ideal de orden natural distinto de aquel en el que se apoya la teoría de la selección. Esto puede ser dejado de lado por ahora, pues la cuestión será retomada en los dos próximos capítulos. Nuestro asunto es aquí la teoría de la selección natural, no toda la biología evolucionaria.

Para entender el carácter de esa apelación a la filiación común como explicación de la unidad de tipo se puede recordar lo que Amundson (2001a, p. 318; 2005, p. 8) dice sobre el lugar de los caracteres invariantes en las explicaciones por selección natural (Amundson, 2005, p. 102). En ellas, lo invariante, lo común, lo constante, aparece sólo como una condición antecedente de todo proceso evolutivo particular. La unidad de tipo, eso que no ha variado en las formas cuya divergencia queremos explicar, es un punto de partida considerado como el simple saldo heredado o el remanente de procesos anteriores de selección. La unidad de tipo, ya lo decía Darwin (1859, p. 206), se explica como "la herencia de adaptaciones anteriores". En la teoría de la selección natural, la unidad de tipo "recibe una suerte de explicación por exclusión: la unidad de tipo es la suma total de los caracteres ancestrales que no fueron modificados por selección natural", y "esto retornará en el pensamiento neodarwiniano moderno" (Amundson, 2005, p. 103).

En los diferentes órdenes de un mismo taxón persisten caracteres, o relaciones de correspondencia entre caracteres, homologías (Ghiselin, 1997, p. 205; 2005, p. 92), cuyas alteraciones nunca llegaron a ser premiadas por la selección natural, y que por esa simple razón habrían permanecido constantes (Williams, 1992, p. 88). Una vez aceptada la tesis de la filiación común, que sirve como telón de fondo de la teoría de la selección natural, la homología acaba recibiendo una explicación que cabría caracterizar como 'residual'. Aun siendo una evidencia fundamental para reconstruir el árbol de la vida, no es más que aquello que sobra una vez que la selección natural, y los otros factores de cambio, ya cumplieron su trabajo de modificación y diversificación (Amundson, 2005, p. 240). No obstante, esa explicación residual de la homología sólo puede resultar aceptable porque, en la teoría de la selección natural, la unidad de tipo se asume, se supone ya desde el inicio explicada por la filiación común.

Esto último no implica, ni conlleva, ningún esfuerzo explicativo ulterior que vaya más allá del propio establecimiento de esa filiación común por el recurso a la misma unidad de tipo. Si ésta es real y no sólo aparente, si no se trata de una mera homoplasia, entonces ella es índice de filiación común y en ese hecho la unidad de tipo encuentra su inmediata explicación. Lo que sí hay que explicar, lo que siempre requiere un esfuerzo explicativo, es la diversificación de formas que se supone ha ocurrido a partir de esa identidad primitiva que, desde el inicio, queda postulada como condición antecedente del hecho evolutivo. Contrariando lo que podría parecer a primera vista, el uso generalizado de esa regla de inferencia que Sober (1999, p. 253; 2008, p. 265) llamó '*modus* Darwin' ("semejanza, luego filiación común"), que en realidad debería ser enunciada diciendo 'unidad de tipo, luego filiación común', no parece indicar otra cosa.

¿Por qué los yacarés y los cocodrilos se parecen? ¿Tal vez porque su modo de vida es semejante y entonces están sometidos a presiones selectivas similares? No. Antes que eso, la primera hipótesis a ser considerada es que ellos se parecen porque derivan de un ancestro común. Son, en todo caso, las diferencias en sus modos de vida las que, selección natural mediante, explicarán las diferencias morfológicas y etológicas que presentan [16]. El modo de vida, como vimos en el caso de las membranas interdigitales de las nutrias y *gambá d'agua*, puede eventualmente producir esta semejanza. Lo que en principio se da por supuesto, hasta que sea desmentido por evidencia adicional, es que la semejanza obedece a la filiación común. Aquí está, precisamente, el nudo de la cuestión.

El hecho de que, *a priori*, siempre se deba preferir explicar la semejanza por filiación común, por *modus* Darwin, a explicarla por convergencia o reversión (Lorenz, 1986, p. 92), es altamente significativo para lo que aquí se está discutiendo. El *modus* Darwin sólo puede funcionar como genuina regla de inferencia y no como mera generalización empírica en un mundo donde la permanencia de la forma originaria o primitiva es considerada como el grado cero de cualquier explicación. Todo lo demás, todo lo que ocurra por sobre ese horizonte de permanencia, será explicado por selección natural o por otros factores como deriva genética, migración o, si se quiere, selección sexual. Atribuir la semejanza al origen

común, pensarla como homología y no analogía, es siempre la alternativa menos problemática, no tanto por ser la hipótesis más segura, sino más bien por ser la hipótesis mínima: la hipótesis nula de la teoría de la selección natural. Esto que estoy diciendo se hace evidente en el dominio de la sistemática filogenética.

LA NAVAJA DE DARWIN Y LA NAVAJA DE HENNIG

En sus reconstrucciones filogenéticas, los seguidores de Hennig (1968) aplican un principio de parsimonia que está estrechamente relacionado con esa parsimonia ontológica que, según dije, funciona como ideal de orden natural de la teoría de la selección natural. Sin identificarse con este último, el principio de parsimonia que rige la construcción y la justificación de los cladogramas (Lecointre y Le Guyader, 2001, p. 541), encuentra su justificación última en ese ideal sobre el que se funda la teoría de Darwin. Dicho con mayor precisión, la parsimonia cladista es una parsimonia metodológica sustentada en una presunción de parsimonia ontológica específicamente darwinista. Su adopción también pone en evidencia el ideal de orden natural sobre el que se recortan los hechos a ser explicados por la teoría de la selección natural. El compromiso cladista con la economía de hipótesis evolutivas es un compromiso darwinista, y es bajo la cobertura de la teoría de la selección natural que encuentra su legitimación y su razón de ser.

En cierto sentido, la parsimonia cladista puede ser vista como una extensión al dominio de los estudios filogenéticos de ese principio general de simplicidad o de economía de hipótesis que Newton (1962[1726], p. 398) propuso en sus *Principia* como primera regla del razonamiento filosófico: no admitir más causas de las cosas naturales que aquellas que son suficientes para explicar su aparición. En cualquier dominio de experiencia, esta regla nos lleva a preferir las explicaciones o reconstrucciones de procesos que minimicen tanto las causas involucradas cuanto las etapas seguidas (Sober, 1994, p. 170). Es a eso que aluden los cladistas cuando nos dicen que, a la hora de elegir entre reconstrucciones filogenéticas alternativas, debemos preferir hipótesis o sistemas de hipótesis más simples por sobre hipótesis o sistemas de hipótesis más complejos [17].

Lo interesante, lo que aquí no puede dejar de llamarnos la atención, y aquello que no podemos evitar de relacionar con la tesis aquí sostenida sobre el ideal de orden natural de la teoría de la selección natural, es el hecho de que ahí se entiende como mayor simplicidad sea lo mismo que minimización de los cambios evolutivos. El criterio de simplicidad, como observa Pascal Tassy (1991, p. 55), remite en este contexto a una economía de hipótesis sobre cambios evolutivos: "a partir de un número dado de observaciones, tanto de fósiles cuanto de formas actuales, procuramos construir para las especies o grupos de especies estudiados un ordenamiento que implique el mínimo de eventos evolutivos". La idea general es que "una solución que implique el mínimo de eventos evolutivos no puede ser menos probable que una solución que implique más" (Tassy, 1991, p. 55).

En efecto, según la perspectiva cladista, "la hipótesis más parsimoniosa sobre un árbol evolutivo es aquella que requiere la menor cantidad posible de cambio evolutivo" (Sterelny y Griffiths, 1999, p. 200). El árbol filogenético más corto, el más parsimonioso, es el "árbol que contiene el número más pequeño de pasos evolutivos" (Tassy, 1998b, p. 251); "es aquel en el cual cada uno de los rasgos aparece sólo una vez, o a falta de él, es aquel en el cual cada uno de los rasgos aparece el mínimo de veces" (Tassy, 1998b, p. 258). El árbol filogenético más parsimonioso es, en suma, aquel que supone menos hechos evolutivos a ser explicados, y los hechos evolutivos no son otra cosa que eventos de divergencia a partir de una forma ancestral. Con todo, y más allá del aire de familia que ese principio metodológico de parsimonia guarda con la parsimonia ontológica del ideal darwiniano de orden natural, debemos cuidarnos de no confundir ambas ideas. Ni la parsimonia ontológica darwiniana es una simple hipóstasis de la parsimonia metodológica cladista, ni ésta se deriva inmediatamente de aquélla.

Del mismo modo en que el compromiso con el ideal de orden natural de la mecánica clásica no nos lleva a pensar en un mundo donde las aceleraciones y desaceleraciones sean fenómenos ausentes o poco comunes, el compromiso con el ideal de orden natural darwiniano no nos lleva, por sí solo, a pensar que los eventos evolutivos sean pocos (Chaline, 2006, p. 345). Lo que este principio hace es decirnos que tales fenómenos precisan explica-

ción y es ahí donde reside, en mi siempre modesta opinión, la diferencia más clara entre ambos principios. Es que, a diferencia de un ideal de orden natural, el principio de parsimonia de los cladistas no sirve para definir qué es lo que podría considerarse un hecho a ser explicado. En lugar de eso, el principio opera como una regla metodológica que nos orienta respecto de cuáles reconstrucciones debemos preferir para cierto tipo de procesos, y la recomendación que nos da es la de preferir aquellas reconstrucciones que minimizan esos fenómenos que el ideal darwiniano de orden natural nos propone como necesitados de explicación. No nos apuremos a ver un conflicto donde no hay más que una estrecha complementación.

El hecho de considerar a la explicación de la semejanza por filiación común como más económica, o más simple, que una explicación que apele a una multiplicación de las transformaciones, nos está indicando que se considera que la permanencia de las formas ancestrales constituye un fenómeno que requiere una inversión o un esfuerzo explicativo menor que el requerido por las transformaciones evolutivas. Sin entrar en la polémica de hasta dónde la parsimonia cladista precisa ser justificada por presunciones o hipótesis sobre los fenómenos evolutivos reales [18], creo que la idea de simplicidad que Hennig y sus seguidores invocan presupone a la permanencia de la forma primitiva como ideal de orden natural. Hennig siempre fue un darwinista consecuente.

Si lo que cuenta como hecho a ser explicado y constatado es siempre la divergencia de las formas a partir de un estado inicial cualquiera, entonces las reconstrucciones filogenéticas que apelan al menor número de tales divergencias minimizan, al mismo tiempo, la cantidad de hechos conjeturados y posteriormente necesitados de explicación. Menos divergencias implican menos pasos evolutivos a ser introducidos en nuestra reconstrucción, y esto da por resultado hipótesis o reconstrucciones filogenéticas consideradas menos problemáticas y más sostenibles, más fácilmente justificables. Darwin veía al árbol de la vida como su gran desafío explicativo, y los seguidores de Hennig trabajan para minimizar, para tornar menos arduo, ese desafío. Su ideal regulador es un árbol de la vida que sea lo más simple posible, que exija lo menos posible de la teoría de la selección natural. La sistemática filogenética trabaja para ahorrarle esfuerzo a la teoría

de la selección natural, para que no se desgaste en batallas innecesarias.

La recomendación de preferir una hipótesis simple a una hipótesis compleja, sobre todo si es enunciada con la generalidad que Newton le concede en los *Principia*, puede ser tal vez justificada por consideraciones generales de carácter metodológico u ontológico. Consideraciones que no apelen, ni explícitamente ni implícitamente a nuestra concepción del fenómeno evolutivo. Pero al identificarse esa economía con la minimización de las hipótesis que aludan a pasos evolutivos, se está presuponiendo que la ausencia de tales eventos, la permanencia de la estructura que remite al tipo ancestral es algo que no requiere explicación, eso es lo que cabe esperar que de por sí ocurra. Suponer esa permanencia parece ser algo muy próximo a no suponer nada. Parece ser la simple, la inocente e incuestionable aceptación de lo obvio; del estado de cosas de por sí explicado, predefinido por un ideal de orden natural.

El valor epistemológico de la simplicidad puede ser general. Podemos argumentar en su favor con base en consideraciones metodológicas de diversa índole (Popper, 1962, p. 128 y ss.), o con base en supuestos metafísicos sobre la simplicidad última del mundo. Con todo, lo que hemos de entender por 'simplicidad' depende de contextos teóricos específicos. No hay una idea general y universal de simplicidad, sino nociones regionales de simplicidad sujetas a los avatares de la historia de la ciencia. Si no tenemos criterios o escalas de valores para realizar cálculos de costos, de nada nos sirve la exigencia de austeridad, y esos criterios, tanto en la ciencia como en la actividad económica, cambian conforme los momentos y las situaciones. De este modo, la presunción cladista de que la simplicidad equivale a menos divergencias y transformaciones evolutivas, depende de ese ideal de orden natural específico de la teoría de la selección natural que es la permanencia de la forma primitiva. Hasta me permito ir un poco más lejos: en todo contexto teórico, la noción de simplicidad depende del ideal de orden natural que esté vigente.

Como Sterelny y Griffiths (1999, p. 200) sugieren, la presunción empíricamente contrastable de que "el cambio es raro en comparación al no cambio" puede servir de soporte adicional y de motivación para la parsimonia metodológica cladista. La parsimonia de

la evolución, el carácter preponderantemente conservador o estabilizador de la selección natural (Buican, 1989, p. 231), parece invitarnos a esa economía de hipótesis evolutivas que fue recomendada por Hennig (Le Guyader, 2009, p. 26). Con independencia de esa cuestión empírica, esa parsimonia cladista ya reposa en la parsimonia ontológica darwiniana. El criterio cladista de economía puede justificarse independientemente de nuestro conocimiento del curso efectivo de la evolución y del carácter normalmente conservador de la selección natural. Aun así, ese criterio depende de un ideal de orden natural que es propio de la teoría de la selección natural. La parsimonia cladista no es teóricamente neutral, es una parsimonia darwiniana. Quien la asume se compromete con el darwinismo.

EL EQUILIBRIO DE HARDY-WEINBERG

Ahora bien, la permanencia de la forma ancestral, o la preservación del estado primitivo de un carácter, son sólo formulaciones posibles del ideal de orden natural sobre el que se asienta la teoría de la selección natural. Incluso pueden ser consideradas como las formulaciones fundamentales y más generales de ese ideal. Hay, sin embargo, por lo menos otra formulación posible, aquella dada por el principio de Hardy-Weinberg. Éste puede ser considerado como la expresión, en el lenguaje de la genética de poblaciones, de ese horizonte de permanencia sobre el que se recorta un hecho microevolutivo pensado de una forma puramente anagenética, es decir, pensado con referencia a un estado primitivo de la población que está siendo considerada como el universo de análisis. Esta formulación es, ciertamente, menos universal que la hasta aquí considerada; en compensación, es más explícita y más precisa. Además, exhibe con mayor claridad su carácter de ideal de orden natural.

Según el principio de Hardy-Weinberg, si en una población perfectamente aislada e infinitamente grande se hallan presentes dos o más formas alternativas e igualmente viables de un gen en una proporción definida, y esa población es de una especie de reproducción asexuada o, no siendo este el caso, existe ahí cruzamiento al azar, entonces, en ausencia de mutación, las proporciones originales de esas formas alternativas de un gen se manten-

drán constantes en todas las generaciones siguientes [19]. Se trata, claro, de una situación que no puede darse en la naturaleza. Las poblaciones infinitas no existen y las otras condiciones, sin ser imposibles, son por lo menos bastante improbables (David y Samadi, 2000, p. 26). A pesar de ello, cada una de esas condiciones tiene un sentido: excluir, para así identificar, un tipo posible de causa del cambio evolutivo.

El carácter infinito de la población excluye la deriva genética, y su aislamiento excluye la incidencia de las migraciones. La idéntica viabilidad de cada forma alternativa del gen en cuestión excluye la selección natural, y el cruzamiento al azar excluye la selección sexual. Por fin, la ausencia de mutaciones excluye la última posibilidad de cambio que restaba. Así visto, el principio de Hardy-Weinberg sólo parece decir que, en ausencia de mutación, de deriva genética, de migración, y de selección sexual y natural, la proporción de dos alelos al interior de esa población se mantendrá estable. Esto, además de darnos una enumeración de las causas del cambio evolutivo (David y Samadi, 2000, p. 26), nos permite definir ese cambio como una alteración en la frecuencia de genes alternativos para un mismo locus (David y Samadi, 2000, p. 25). Esto es ciertamente algo muy importante.

Lo es porque esa definición del fenómeno evolutivo nos da también una medida común para ponderar la intensidad de esos factores de cambio. En genética de poblaciones, "el espacio evolutivo es definido como un campo de frecuencias génicas" (Gayon, 1992, p. 335) y, en el marco de ese teatro matemático, el drama evolutivo es representado como una secuencia de cambios en esas frecuencias, cuyas causas serán los factores antes enumerados. Más allá de la heterogeneidad de tales factores, sus respectivas intensidades podrán ser medidas y comparadas con base en una única magnitud, que es precisamente aquella definida por las frecuencias génicas, y sus respectivas intensidades podrán ser cuantificadas midiendo el desvío que generan con relación al estado inicial de esas frecuencias (Gayon, 1992, p. 303).

El principio de Hardy-Weinberg, como dice Michael Ruse (1979, p. 45), "es presentado a menudo como si fuera poco más que una trivialidad [según la cual] si no ocurre nada que perturbe a una población, entonces todo (quiere decir, la razón de los genes) permanecerá igual". Ruse (1989, p. 30) también nos dice

que su trivialidad no es mayor que la del principio de inercia, y su importancia en la genética de poblaciones, y en la formulación particular de la teoría de la selección natural a la que ella da lugar, no es menor a la que el principio de inercia tiene en la mecánica. Ambos principios, como ha observado Elliott Sober (1984, p. 32 y p. 158), establecen sendos estados de fuerza cero que definen qué es lo que pasa cuando no pasa nada y, a partir de ahí, ambos permiten también definir el elenco de fuerzas o factores que deberán intervenir para que algo ocurra. Es decir, establecer el elenco de fuerzas que podrán explicar cualquier desvío de esos estados ideales que ambos principios definen. En el caso de la mecánica, ese desvío será un cambio de aceleración explicado por la aplicación de una fuerza, y en el caso de la genética de poblaciones ese desvío será siempre la alteración de la frecuencia relativa de un par de alelos producida por mutación, por deriva génica, por migración, o por selección natural.

Recientemente, es verdad, Robert Brandon y Daniel McShea (2010, p. 100-1) han recusado esas analogías entre el principio de Hardy-Weinberg y el principio de inercia como las que Ruse y Sober trazaron. Para Brandon y McShea, la primera ley de la biología, y no sólo de la teoría de la selección natural, el equivalente biológico general del principio de inercia, sería la postulación de una tendencia a la diversificación y al incremento de la complejidad, común a todos los linajes de seres vivos. Creo, sin embargo, que esa pretensión es insostenible y lo es, básicamente, porque estos autores, que ignoran a Toulmin en sus análisis, no asumen al principio de inercia en su condición de ideal de orden natural. Por eso pueden asemejarlo a una simple, y muy dudosa, candidata a ley del acaecer. Una ley que estaría destinada a explicar lo que ocurre y no a definir qué es lo que es dable de ocurrir en un determinado dominio de experiencia. Brandon y McShea, diría un viejo profesor de filosofía, confunden lo empírico y lo trascendental.

Esa putativa primera de ley de la biología, según Brandon y McShea (2010, pp. 126-7) la presentan, posee demasiada capacidad explicativa como para poder aproximarse al principio de inercia. Este último, debemos entenderlo, no explica nada, ni tampoco alude a nada que pueda darse en la experiencia; sobre todo, no alude a nada que pueda ser considerado como una

tendencia. Ni siquiera a una tendencia a permanecer en un determinado estado (Kant, [1786]1989, p. 135 y p. 144). En este sentido, la *ley de Brandon* (2010) estaría en las antípodas del principio de inercia. Esa supuesta tendencia a la diversificación y al incremento de complejidad, que entre otras cosas dejaría sin fundamento a la parsimonia cladista, parece poder explicar prácticamente todos los fenómenos biológicos fundamentales. En realidad, lo que a mí me parece es que esa tendencia a la diversificación y al incremento de complejidad está más del lado de los hechos a ser explicados que del lado de los mecanismos o leyes que se pueden invocar para explicar tales hechos. Las tendencias, como ya lo aclaró hace mucho Karl Popper (1973, p. 130), son hechos particulares a ser explicados, no leyes generales que puedan venir a explicar tales hechos.

Creo, por otra parte, que Brandon y McShea no perciben que principios como el de inercia, o como el de Hardy-Weinberg, en la medida en que enuncian ideales de orden natural nada dicen sobre lo que efectivamente se da en la experiencia. Estos son la condición de posibilidad de esa experiencia. Todo hecho que allí pueda darse, todo lo que pueda ser el caso, no podrá ser otra cosa que un desvío del estado ideal, y nunca real, que tales principios definen. Como Koyré (1980, p. 195) dice del principio de inercia, nosotros también podemos decir que el principio de Hardy-Weinberg nos permite "explicar lo que es a partir de lo que no es, de lo que no es nunca. E incluso a partir de lo que no puede nunca ser". Como si dijésemos: lo real es un desvío de lo imposible. En cambio, de la primera ley de Brandon y McShea no se puede decir nada semejante. Por eso no creo que quepa compararla con el principio de inercia, como sí cabe hacerlo con el principio de Hardy-Weinberg cuando pensamos en una formulación posible de la teoría de la selección natural y no de toda la biología.

Es justamente en virtud de esto último que debemos asumir que los estados de equilibrio entre proporciones de alelos que eventualmente puedan encontrarse en poblaciones reales no podrán ser nunca explicados por ley de Hardy-Weinberg. Del mismo modo en que el principio de inercia no alude a algo así como una 'fuerza inercial' y sí a la ausencia de fuerzas, el principio de Hardy-Weinberg tampoco alude a una propensión al equilibrio genético que se resistiría al cambio evolutivo. Por eso no podemos

citar ni al principio de inercia ni al principio de Hardy-Weinberg como explicaciones de estados de equilibrio que efectivamente se verifiquen en la naturaleza. Si fuese así, dichos principios dejarían de ser ideales de orden natural y se transformarían en meras leyes del acaecer, y éstos, volvería a decir el viejo profesor de filosofía, pasarían del orden de lo trascendental al orden de lo empírico.

Los equilibrios de alelos *realmente existentes* sólo podrán ser explicados como resultantes de fuerzas de cambio evolutivo que se neutralizan mutuamente (Sober, 1984, pp. 34-5). Incluso así, cada una de esas fuerzas será definida por contraste con el propio equilibrio de Hardy-Weinberg, como si ellas fuesen perturbaciones de él. Como bien decía Frédéric Houssay (1922, p. 49-50) en su ya olvidada *Nature et sciences naturelles*, "es imposible concebir cualquier objeto existente en la naturaleza [...] como estando en reposo completo, pero sí podemos concebir que ellos están sometidos a fuerzas diversas cuyos efectos se anulan". Aunque Houssay no se refería ahí a la genética de poblaciones, su afirmación vale para el tema que nos ocupa. Por eso nada hay de problemático en el hecho que, usualmente, se verifique la existencia de poblaciones reales en equilibrio, aun cuando éstas, claro, no cumplan con las condiciones ideales específicas del equilibrio de Hardy-Weinberg.

Dada una población en la cual, en un momento dado, para cada ocho mariposas blancas encontramos dos negras, la selección natural y los otros posibles factores de cambio evolutivo podrán producir dos escenarios posibles. En uno de esos escenarios, dichos factores alterarán la frecuencia inicial de esas alternativas, y podrán reducir aún más la proporción de las negras o podrán incrementarla. En otro escenario, tales factores podrán conjugarse de una forma tal que el resultado sea la estabilidad de esa frecuencia relativa de una y otra alternativa, y ahí tendremos una situación muy común en la naturaleza. Esa estabilidad no es un simple corolario del principio de Hardy-Weinberg. Es un efecto, un hecho, explicado por la mutua neutralización de las propias fuerzas de cambio que actúan en la naturaleza. Una migración, para dar un ejemplo, puede neutralizar el efecto de la selección natural, y ésta, para dar otro ejemplo, puede también neutralizar los efectos de la propia mutación.

NATURALEZA Y CONDICIÓN DE POSIBILIDAD DE UN HECHO EVOLUTIVO

Tal vez, en lo concerniente al análisis filosófico de la teoría de la selección natural, el mayor servicio que nos presta el principio de Hardy-Weinberg es el de permitirnos definir con claridad qué es lo que constituye un fenómeno evolutivo y cuáles son las condiciones generales que deben cumplirse para que pueda ocurrir. En lo atinente a la primera cuestión, y en una primera aproximación, podría simplemente decirse que, definido en los términos de la genética de poblaciones, un hecho evolutivo es siempre una alteración en la frecuencia relativa de dos alelos. Dado que también debemos contemplar la posibilidad de que en una población real esa frecuencia se mantenga estable por la mutua neutralización de las fuerzas evolutivas, es mejor decir que para la genética de poblaciones un hecho evolutivo no es otra cosa que la propia frecuencia relativa de dos alelos al interior de una población real. Es decir, al interior de una población que no satisface las condiciones ideales enunciadas en el principio de Hardy-Weinberg. Lo real, ya lo dije, puede ser pensado como el desvío, la perversión, de un ideal imposible. Esto no sólo parece valer para la ciencia. En el caso de las vacaciones, sin ir más lejos, siempre ocurre algo parecido.

Por otro lado, también es dable afirmar que por lo menos en lo que respecta a la genética de poblaciones, la condición de posibilidad de un hecho evolutivo es la existencia de por lo menos dos alelos para un mismo locus. Esa misma idea puede generalizarse y proyectarse más allá del dominio de la genética de poblaciones. Definido en su forma más general y más simple, un hecho evolutivo es siempre la frecuencia relativa de dos o más formas o variantes alternativas al interior de una población. Bajo ese mismo punto de vista, se puede afirmar que la condición de posibilidad de ese hecho es la existencia de por lo menos dos estados alternativos de un carácter, dándose siempre por supuesto que esas variaciones son hereditariamente trasmisibles.

De ese modo, si para simplificar nuestro análisis hacemos abstracción de esas otras fuerzas del cambio evolutivo que son la deriva genética, la mutación y la migración, y sólo pensamos en la selección natural, es obvio que para que ésta pueda ser citada como factor de cambio, o como factor de estabilidad, debe cum-

plirse la condición de que existan alternativas sobre las que ella pueda operar [20]. "Es claro —como dijo alguna vez Haldane (1947, p. 37)— que la selección natural sólo actúa cuando hay variantes que lo permiten". Dicho ahora de un modo más general, para que una fuerza del cambio evolutivo pueda existir, siempre deben existir variantes de un rasgo o característica cuyas frecuencias relativas puedan ser alteradas o preservadas. Esto vale tanto para la selección natural como para las otras posibles fuerzas evolutivas, con excepción, claro, de la propia mutación. Esta es la encargada de producir esas variantes.

Pensemos ahora en una situación no contemplada en el principio de Hardy-Weinberg. Pensemos en una característica invariante. Tal es el caso, por ejemplo, del número de segmentos de los ciempiés. Éste puede de variar de 15 a 191, según las diferentes especies, y siempre será un número impar (Arthur, 2001, p. 274; 2006, p. 131). Existen mamíferos que ponen huevos, pero no existen ciempiés adultos con un número par de segmentos. Por eso, en lo que atañe a la preservación de esa constancia pitagórica, la selección no tiene nada que hacer. Ahí no hay alternativas para alterar o mantener esa frecuencia. Tal vez aquélla estuvo involucrada en el proceso que llevó a esa situación. Este podría ser un caso de lo que Waddington llamó 'selección natural canalizadora' (Maynard Smith, et al., 1985, p. 270). Y aun si ese fuese el caso, eso no podría explicarnos por qué, después de un tiempo, en esa población no vuelven a surgir formas mutantes de ese carácter que se ofrezcan, de nuevo, al escrutinio de la selección natural. De todos modos, sea cual sea la causa de ese estado de cosas, lo cierto es que una vez llegado ese punto, para esa invariante morfológica no hay proceso selectivo posible. A no ser que por mutación se cree una variante monstruosa de ciempiés que presente un escandaloso número par de segmentos.

Mientras esa obscenidad no ocurra, para esa característica específica no habrá materia prima de variantes sobre la cual la selección pueda actuar y, por lo tanto, ahí no habrá fenómeno evolutivo posible a ser explicado. Como con toda claridad lo ha dicho Ron Amundson (2001a, p. 318):

> Los rasgos invariantes pueden haber variado en el pasado, y tal vez varíen en el futuro. Pero para la dinámica poblacional actual ellos

> son sólo condiciones antecedentes.[...]. Los rasgos invariantes son el lienzo sobre la cual es pintado el cuadro de la evolución adaptativa. Claro que ese lienzo va cambiando conforme los rasgos devienen fijos o comienzan a variar. Pero la acción explicativa siempre tiene lugar en la zona de variación.

Si no hay estados alternativos de un carácter, entonces su permanencia no tiene por qué ser explicada. Una vez instalada, se dirá, la permanencia de esa constancia morfológica no precisa de ninguna explicación porque allí no puede ocurrir ningún cambio. No hay ahí alternativas cuya frecuencia relativa debamos explicar y, en ese sentido, no hay ahí fenómeno evolutivo posible.

Lo que hay es sólo un fenómeno hereditario; un asunto para la teoría que explique la transmisión de las características orgánicas de padres para hijos. No se trata de nada que represente un fenómeno a ser explicado por las fuerzas de cambio previstas por la propia teoría de la selección natural. Esto puede parecer extraño, pero es lo que se desprende del hecho de considerar al fenómeno evolutivo como alteración o preservación de las frecuencias relativas de formas alternativas al interior de una población. Para la teoría de la selección natural, la variabilidad de todas las poblaciones es un presupuesto central, un dato poblacional primitivo. Sin esa variabilidad, sin esa oferta de alternativas, no hay fenómeno evolutivo posible y esto es repetir aquello sobre lo cual Darwin (1859, p. 127) y Wallace (1891, p. 158) tanto insistieron: la variación es condición de la evolución (Sterelny, 2000, S373; Arthur, 2006, p. 127).

LOS LÍMITES DE LO DARWINIANAMENTE DECIBLE

La falta de variantes de un carácter, en suma, no es un hecho que la teoría de la selección simplemente no pueda explicar. Se trata, en todo caso, de un hecho que ni siquiera puede reconocer como digno de explicación. He aquí un punto ciego de la teoría en el cual ya se insinúa uno de los puntos de arranque de la biología evolucionaria del desarrollo. Tampoco es el único. Si lo que no varía no evoluciona, el margen de variabilidad de cualquier estructura también define y limita su margen para evolucionar, y eso acabará ejerciendo un efecto en las sendas de la evolución. Aunque tal vez hoy ningún darwinista querría cuestionar esto último, lo cierto es que la teoría de la selección natural también lo

deja inevitablemente afuera de su órbita de interés. Ella pretende y permite explicar por qué dadas ciertas formas alternativas, unas prosperaron y otras fueron relegadas, pero nada, o muy poco, nos dice sobre los factores que definieron dichas alternativas. Y es justo ahí, donde la teoría de la selección natural se llama al silencio, que la biología evolucionaria del desarrollo comienza su discurso.

Siempre hay estructuras que varían más que otras —y conste que digo 'varían' y no 'evolucionan'— y frente a lo cual la teoría de la selección natural no puede, ni pretende, explicarnos por qué eso así ocurre, aun cuando, insisto, esa variabilidad sea una condición de la propia evolución. Así, tanto la existencia de invariantes, como los propios márgenes de la variabilidad, son hechos que afectan las condiciones mismas de la evolución y sobre los cuales la teoría de la selección natural sólo puede guardar respetuoso silencio, llamándonos a considerarlos como meros caprichos, como imponderables de la herencia. Esos hechos, nos dirá el neodarwinista ortodoxo, podrán ser explicados sólo por una teoría genética que ya no es parte de la biología evolucionaria. Para él, claro, los límites de la teoría de la selección natural y los límites de la biología evolucionaria coinciden.

Con todo, si bien es cierto que a toda teoría le asiste el derecho, o se le impone la obligación, de asumir sus propios objetivos explicativos y de excluir de su dominio de aplicación todo aquello que no pretende explicar, eso no impide que se procuren otras teorías capaces de no sujetarse a esas limitaciones. Si para la teoría de la selección natural esos hechos no son asuntos de la biología evolucionaria, eso no significa que dada otra teoría, esos mismos asuntos, debidamente reformulados, no puedan entrar en el dominio de dicha disciplina. Si de algo no se puede hablar, siempre queda la alternativa de ampliar los límites de nuestro discurso. Eso es lo que está haciendo la biología evolucionaria del desarrollo al afirmarse sobre un ideal de orden natural distinto de aquel sobre el que se apoya la teoría de la selección natural. Lo trascendental —los lectores de Cassirer y Collingwood lo sabemos muy bien— está sometido a una historia, y lo que hoy está afuera del dominio de lo efectivamente indagable, mañana puede dejar de estarlo. Por eso el trabajo de la filosofía de la ciencia siempre está recomenzando.

II.
EL SEGUNDO PILAR DE LA SABIDURÍA EVOLUCIONISTA

IDEAL DE ORDEN NATURAL Y OBJETIVO EXPLICATIVO DE LA BIOLOGÍA EVOLUCIONARIA DEL DESARROLLO

Los seres organizados representan
un árbol, irregularmente ramificado.
Ch. Darwin, *Cuaderno B* (1837-1838).

De acuerdo con la imagen que Wallace Arthur (2004a, p. 72) propuso en *Biased Embryos and Evolution*, los desarrollos de la evo-devo están llamados a completar la estructura seriamente ladeada de la nueva síntesis. Al considerar a la selección natural como la principal guía de los fenómenos evolutivos, los teóricos del darwinismo neosintético habrían descuidado, o ignorado por completo, el conjunto de restricciones y de direccionamientos que los procesos ontogenéticos le imponen a los fenómenos evolutivos [1]. Lo que la biología evolucionaria del desarrollo realizaría es simplemente mostrarnos la naturaleza y los efectos evolutivos de ese heterogéneo conjunto de fuerzas o de coerciones ontogenéticos que la nueva síntesis habría dejado en la penumbra.

Para Arthur (2004a, p. 72), la principal tarea de la biología evolucionaria del siglo XXI puede representarse como la terminación de un gran arco cuyo primer pilar habría sido edificado por los arquitectos de la nueva síntesis, y cuyo segundo pilar, entrevisto por Darwin (1859, p. 143), habría comenzado a construirse en las últimas décadas del siglo pasado cuando teóricos como Gould (1977), Hall (1992), Raff (1996), y el propio Arthur (1997), cimentaron las bases de la biología evolucionaria del desarrollo. A pesar de su tono conciliador y constructivo, nada tremendista, y de dejar en claro que estos nuevos desarrollos teóricos y empíricos no pretenden echar por tierra los logros de la nueva síntesis, sino complementarlos o completarlos, la imagen de Arthur podría

llegar a ser tachada de excesivamente pretenciosa. Podría ser cuestionada por el hecho de concederle una importancia exagerada a las investigaciones que están siendo realizadas en el campo de la evo-devo.

Sin negar el valor y la pertinencia de dichas investigaciones, un defensor de la ortodoxia neosintética podría todavía argumentar que la biología evolucionaria está construida sobre un único pilar, o sobre un único núcleo duro, que es la teoría de la selección natural. Para él, la biología evolucionaria del desarrollo podría no ser otra cosa que una ampliación, muy importante quizás, de lo que Lakatos (1983, p. 68) llamaría 'el cinturón protector del programa neodarwinista'. Los tan cacareados constreñimientos ontogenéticos —podría continuar este neodarwinista ortodoxo— pueden agregarse sin problemas, sin mayor pena y sin mayor gloria, a ese elenco ya reconocido de factores evolutivos secundarios entre los que la deriva genética y el aislamiento geográfico ya juegan un papel destacado. Tal como Darwin lo era, se dirá, la nueva síntesis también es pluralista. Una vez reconocida la primacía de la selección natural, no existen en ella objeciones de principio que impidan admitir otros factores capaces de incidir en la senda de la evolución (Ruse, 2006, p. 134 y ss.).

Pienso que este modo de ver las cosas minimiza muy rápido la novedad teórica implicada en la biología evolucionaria del desarrollo. Sin llegar a suponer nada semejante a una revolución kuhniana (Pigliucci, 2007, p. 2743; Laubicher, 2010, p. 199), el surgimiento de la evo-devo está promoviendo una restructuración de la biología evolucionaria que tampoco se reduce a un simple cambio dentro del cinturón protector de la teoría de la selección natural. Esta descripción tal vez abarque todos los desarrollos de la nueva síntesis, inclusive aquellos más heterodoxos como el modelo de los equilibrios puntuados de Eldredge y Gould (1972). Con todo, en el caso de la biología evolucionaria del desarrollo, estamos ante una situación hasta ahora inédita. La postulación de un sesgo ontogenético (Arthur, 2011, p. 207), verificable en las trayectorias evolutivas de los diferentes linajes de seres vivos y explicable por las exigencias organizacionales de la ontogenia, constituye algo más que la formulación de una hipótesis auxiliar y subalterna a la teoría de la selección natural (Reiss, 2009, p. 328).

Esto, claro, no es evidente ni fácil de mostrar. Como ya lo anticipé en la introducción, hay razones para pensar que estamos ante la invención de una nueva teoría que, sin ser contraria o incompatible con la teoría de la selección natural, tampoco es su mera auxiliar. El problema es cómo hacer para identificar y corroborar la existencia de una teoría que carece de una formulación explícita y mínimamente sistemática. Es precisamente ahí en donde el recurso a la noción de ideal de orden natural podrá brindarnos su mayor servicio. En el capítulo anterior ya trabajé con base en la presunción de que una teoría puede ser identificada y sus perfiles entrevistos partiendo de una correcta elucidación del ideal de orden natural que le da sentido, y eso es lo que aquí intentaré hacer con ese segundo pilar, con esa segunda teoría de la biología evolucionaria que está siendo edificado en el campo de la evo-devo.

Después de haber identificado en el capítulo anterior cuál es el ideal de orden natural al que responde la ya establecida teoría de la selección natural, en éste iré por un premio mayor y procuraré mostrar cuál sería ese otro ideal de orden natural al que obedecerían las indagaciones llevadas a cabo en el dominio de la biología evolucionaria del desarrollo. Para conseguir eso me referiré a la contraposición entre un morfoespacio virtual regularmente ocupado, y un morfoespacio efectivo, que sería un recorte sesgado y parcial del primero [2]. Mi tesis, la recuerdo, es que así como el equilibrio de Hardy-Weinberg puede considerarse como una formulación particular del ideal de orden natural de la teoría de la selección natural, la postulación de ese morfoespacio regularmente ocupado podría considerarse como un modo posible, aunque posiblemente no el único, de indicar el ideal de orden natural de la biología evolucionaria del desarrollo.

Podremos decir que del mismo modo en que la teoría de la selección natural nos provee los recursos para explicar los desvíos que ocurren con relación a ese estado de fuerza cero definido por el principio de Hardy-Weinberg, o por la permanencia del estado primitivo de un carácter, la biología evolucionaria del desarrollo pretende darnos a conocer los factores que con independencia de la selección natural nos explicarían esa ocupación sesgada del morfoespacio de las que nos da testimonio la filogenia. Es ahí justamente que los constreñimientos ontogenéticos entran en juego:

ellos son los responsables de ese sesgo. Son las fuerzas que explican el desvío de ese orden natural de cosas que sería un morfoespacio regularmente ocupado. Una cuestión central será, por eso, la delimitación de ese morfoespacio cuya ocupación regular y homogénea sería considerada como autoexplicada. La noción de morfoespacio, lo recuerdo, ya fue definida en la introducción.

CONSTREÑIMIENTOS ONTOGENÉTICOS DE LA EVOLUCIÓN

Para la evolución de un determinado linaje de seres vivos, un constreñimiento ontogenético, en el sentido en el cual ese término es usado en la biología evolucionaria del desarrollo, es justamente "un sesgo en la producción de variantes fenotípicas, o una limitación de la variabilidad fenotípica, causada por la estructura, carácter, composición, o dinámica del sistema en desarrollo[3]" (Maynard Smith, et al., 1985, p. 266). Es ese sesgo en la producción de variantes fenotípicas el responsable directo de la ocupación sesgada del morfoespacio que la biología evolucionaria del desarrollo pretende explicar. Hay, por lo tanto, dos 'sesgos' en juego, y conviene que los distingamos. Uno es la ocupación sesgada del morfoespacio exhibida por el conjunto de formas, actuales y extintas, producidas por la evolución. El otro es el sesgo en la producción de las variantes que operan como condición de posibilidad de los eventos evolutivos. Aquél estaría del lado de los efectos a ser explicados y éste del lado de las causas que explicarán dichos efectos. Es decir, la ocupación sesgada del morfoespacio está del lado del *explanandum*, y el sesgo en la producción de variantes queda del lado del *explanans*. Si bien, en segundo término, esto último también venga a recibir una explicación.

Así como hay dos sesgos involucrados en esta cuestión, uno del lado de las causas y el otro del lado de los efectos, hay también dos usos posibles de la palabra 'constreñimiento', que no podemos dejar de distinguir. Debemos evitar confundir los *constreñimientos ontogenéticos de la evolución* con los *constreñimientos organizacionales de la ontogenia*. Los primeros, los constreñimientos ontogenéticos de la evolución, se identifican con ese sesgo en la producción de variantes que constituye la explicación que la evo-devo da a esa ocupación sesgada del morfoespacio que resulta de la evolución. Los segundos, los constreñimientos organiza-

cionales de la ontogenia, son la explicación que la biología del desarollo *tout court* puede darle a esos constreñimientos ontogenéticos de la evolución invocados por la biología evolucionaria del desarrollo. Los constreñimientos organizacionales de la ontogenia, podríamos decir, pertenecen al orden de las causas próximas, y los constreñimientos ontogenéticos de la evolución pertenecen al orden de las causas remotas. Esto último sólo quedará claro en el próximo capítulo.

Según lo vimos en el capítulo anterior, para la teoría de la selección natural, la existencia de distintas variantes de un carácter, o de dos alelos de un gen, cuya frecuencia relativa al interior de una población pueda preservarse o alterarse, no es de por sí un hecho evolutivo. La oferta de variantes, cuya frecuencia pueda ser alterada o preservada por selección natural, o por otros factores evolutivos como la deriva génica, es sólo condición de posibilidad del hecho evolutivo. Éste consiste, precisamente, en la alteración o eventual preservación de la proporción entre las variantes ofertadas. Lo que la expresión 'constreñimiento ontogenético' designa es un sesgo, una irregularidad, un cierto desequilibrio en esa oferta de variantes. Esta no sería *isotrópica* como Alfred Russell Wallace (1891, p. 158) pretendía, sino irregularmente distribuida, en virtud de factores ontogenéticos, de constreñimientos organizacionales de la ontogenia que la restringirían y la empujarían en ciertas direcciones.

Así pues, aunque el sesgo en la oferta de variantes sea un fenómeno que sólo puede registrarse cuando hablamos de un linaje, y no de un organismo individual, recibe el calificativo de 'ontogenético' en virtud de la naturaleza de sus causas. Aquí puede ser oportuno aclarar que con la expresión 'constreñimiento ontogenético' estoy indicando lo que en inglés se denomina '*developmental constraint*'. Para ello podría haber elegido, como algunos ya lo han hecho, la expresión 'constreñimientos del desarrollo', pero ella es una traducción traicionera de '*developmental constraint*'. En esta '*developmental*' califica a '*constraint*' explicitando su causa más que su efecto. Un 'developmental constraint' no es un *constreñimiento del desarrollo*, no es un *constraint of development*. Un '*developmental constraint*' es un constreñimiento de la evolución producido por factores que tienen que ver con el desarrollo. Una alternativa lingüísticamente posible hubiese sido traducir siem-

pre '*developmental*' por '*desenvolvimiental*', pero la opción por 'ontogenético' me pareció idiomáticamente menos cuestionable.

Es también en virtud de las causas que los generan, que dichos constreñimientos ontogenéticos *de la* evolución pueden ser divididos en dos clases: los universales y los locales [4]. Para entender el significado de esa distinción, es necesario no olvidar lo que acabo de decir: la palabra 'constreñimiento', en el sentido en que la usan los teóricos de la evo-devo, no alude a los factores ontogenéticos que restringen la oferta de variantes, sino al propio carácter restringido de esa oferta. La ontogenia, limitada por diversos factores, entre los que destacan sus propias exigencias organizacionales, genera una oferta sesgada de variantes, y esa oferta sesgada de variantes opera como un constreñimiento para la evolución. La distinción entre constreñimientos locales y universales tiene que ver sólo con el tipo de factor que afecta a la ontogenia, haciéndola producir esa oferta sesgada de variantes que, a su vez, afectará la marcha de la evolución.

Los constreñimientos universales, como afirma Martínez (2009, p. 159), "son consecuencia directa de las leyes de la física". "No dependen de ninguna característica particular de los organismos" y "surgen de las propiedades invariantes de ciertos materiales o de la dinámica de los sistemas complejos". Por eso pueden ser caracterizados como "ahistóricos y necesarios". Los locales, mientras tanto "surgen como consecuencias de alguna característica particular y contingente de un taxón". Por eso se los puede caracterizar como "históricos y contingentes". Éstos son los que dependen de las exigencias organizacionales específicas a las que está sometido el desarrollo individual de los organismos de cada linaje biológico (Martínez, 2009, p. 159). No dependen de la pura legalidad física y química a la que la ontogenia nunca deja de estar sometida, sino de la organización particular del sistema ontogenético en análisis.

Los constreñimientos universales también merecen el calificativo de 'ontogenéticos'. Cuando se los invoca no es para aludir a las limitaciones físicas de los fenómenos biológicos. Lo biológicamente posible, por supuesto, es un recorte de lo físicamente permisible. La evolución no puede producir nada que trascienda ese límite que las leyes de lo inerte le imponen a los avatares de lo viviente. No es a eso que se alude cuando se habla de constre-

ñimientos [ontogenéticos] universales. Un constreñimiento [ontogenético] universal es un sesgo en la producción de variantes de un linaje que obedece a factores físicos o químicos capaces de afectar la ontogenia de todo ser vivo, con relativa independencia de la configuración particular que la historia de ese linaje le haya impuesto a esos mismos procesos de desarrollo. Los constreñimientos universales se manifiestan, por ejemplo, en configuraciones y agregados celulares, cuya estructuración depende, directamente, de las propiedades físicas y químicas de los materiales y componentes de esas mismas células.

Éstas y los aglomerados que ellas conforman tienden a cobrar perfiles que, en muchos casos, no cabría, ni sería necesario, explicar por la tensión entre variación hereditaria y selección natural. Dichas conformaciones suelen ser calificadas como 'espontáneas', no por el hecho de que sean el resultado de alguna fuerza no física, como aquellas que los vitalistas solían invocar, sino precisamente por ser la consecuencia de procesos físico-químicos de autorganización independientes de la selección natural (Kauffman, 1995, pp. 25-6). Ciertamente, se podría haber buscado una palabra mejor, con menos connotaciones vitalistas que 'espontáneo', para referirse a eso. Sobre todo cuando lo que se está apuntando es a un límite que las leyes de la materia inerte le imponen a un agente causal específicamente biológico como la selección natural. Parece que cuando se quiere tomar distancia de eso que suele llamarse 'darwinismo ortodoxo', cualquier exceso verbal está permitido, independientemente de las confusiones que se puedan generar.

Más allá de esa cuestión retórica, o casi literaria, lo que aquí importa es subrayar que la existencia de esos constreñimientos universales ejerce un influjo sobre los procesos ontogenéticos que acaba expresándose en la oferta de variantes que la evolución precisa para poder ocurrir. Hay conformaciones morfológicas que se imponen en virtud de esos factores puramente físicos o químicos, que no obedecen a una programación hereditaria particular que la selección natural haya podido premiar entre otras (Keller, 2011, p. 360). Una vez que se establecen, su presencia termina por condicionar los fenómenos evolutivos que a partir de ahí puedan generarse. Aunque su origen no esté en la selección natural, acabarán integrando el menú sobre el que esa selección hará sus opciones. Además, como su origen no está inmediatamente liga-

do a conformaciones hereditarias y sí a la prepotencia obcecada de la necesidad física, la selección natural no podrá tomar cartas inmediatamente en su destino.

Esos factores físicos también pueden afectar directamente a la propia organización del material hereditario (Kauffman, 1993, p. 439). Éste podría presentar algunas configuraciones específicas, que se manifestarán fenotípicamente, cuya presencia tampoco podrá explicarse por la intervención de la selección natural (Brzozowski, 2006, p. 156; Fonseca, 2007, p. 27). Sin que eso impida, de todos modos, que la selección natural pueda después venir a esculpir controles hereditarios capaces de limitar y de controlar esa misma capacidad autorganizativa. Como la propia labor de la selección natural ya estará constreñida por las configuraciones genéticas o celulares que esos mismos factores físicos permiten, o hacen surgir, hay que aceptar que éstos nunca dejarán de tener un papel relevante en el delineamiento de las formas orgánicas. Actuando desde dentro de los procesos ontogenéticos, esos factores físicos y químicos siempre acabarán generando un constreñimiento [ontogenético] de la oferta de variantes sobre la cual los factores evolutivos previstos por la teoría de la selección natural habrán de ejercer su influjo.

Con todo, por importantes y eficaces que esos constreñimientos universales puedan ser, serán siempre insuficientes para explicar el sesgo de las variantes efectivas que un linaje es capaz de generar. Para que dicho sesgo pueda ser explicado, para entender por qué las variantes que surgen en un momento de la evolución de un linaje son unas y no otras, también es necesario prestar atención a esos otros constreñimientos ontogenéticos que resultan de la propia historia evolutiva de dicho linaje. Esa historia dio como resultado estructuras biológicas cuya ontogenia está sometida a exigencias organizacionales que les son propias, y que ya no sólo obedecen a esos factores físicos y químicos que afectan todo y cualquier proceso de desarrollo. Esas exigencias también condicionan el repertorio de formas que ese linaje podrá producir como alternativas para su posible evolución. De esta forma, ellas también devienen en constreñimientos ontogenéticos que, por ser específicos de cada linaje, pueden ser calificados como 'locales'.

Aun cuando podamos suponer o conceder que la evolución de las primeras y más simples formas vivas haya estado únicamente

condicionada por constreñimientos universales (Müller, 2008, p. 9; Keller, 2011, p. 360), tenemos que aceptar que una vez que la evolución comenzó a diversificar y a complicar esas formas, multiplicando y diferenciando estructuras y funciones (Lorenz, 1993, p. 198), los procesos ontogenéticos involucrados devinieron más complejos y quedaron sometidos a nuevas y diferentes exigencias organizacionales (McKinney, 1998, p. 274). Exigencias que también se tradujeron en constreñimientos para la ulterior evolución de los linajes que se apartaban de esas formas primigenias y ontogenéticamente más simples. Cuanto más complejo es un organismo desde un punto de vista morfológico y funcional, más compleja aún es su ontogenia, y esto no puede dejar de tener efectos evolutivos.

Aunque la complejidad organizacional siempre redunde en nuevas alternativas de cambio y, en cierto modo, también permita neutralizar la acción de esos factores físicos que son los responsables de los constreñimientos universales, no por eso se puede poner en duda que dicha complejidad acarrea nuevos y muy diversos constreñimientos para la evolución. Las variantes fenotípicas sobre las que selección natural, la deriva génica y la selección sexual habrán de actuar, tienen que ser el resultado de reprogramaciones viables de la ontogenia (Arthur, 2000). Cuanto más compleja sea esa ontogenia, cuanto más compleja sea la forma que de ella debe resultar, más delicada y arriesgada será esa reprogramación. Ésta, no me olvido nunca, podrá producir resultados inaccesibles desde formas más simples, y eso siempre deberá ser hecho atendiendo a requerimientos que se derivan de esa misma complejidad y que también aumentan con ella. Una fábula, la de las ranas Peter Pan, puede servirnos para ver eso con cierta claridad. Esa fábula nos dejará una buena moraleja evodevoista que deberá acompañarnos en el camino que nos resta.

EXPERIMENTOS ECOLÓGICOS Y EXPERIMENTOS ONTOGENÉTICOS

La teoría de la selección natural nos ha enseñado a entender la evolución como el resultado de múltiples y heterogéneos experimentos ecológicos que ocurren en todos y cada uno de los linajes de seres vivos (Fodor y Piattelli-Palmarini, 2010, p. 22). Las modi-

ficaciones hereditarias, que constantemente surgen en las estructuras anatómicas y pautas comportamentales de los miembros de cada nueva generación al interior de una población, son sometidas a prueba dado el desempeño que muestran en la lucha por la existencia. Si ese desempeño es menor que el permitido por la conformación prexistente, la nueva variante será rechazada. Si ese desempeño es mejor después de algunas generaciones, la frecuencia de dicha variante tenderá a incrementarse, llegando a sustituir a la conformación primitiva. He aquí lo que se denomina 'selección natural'.

Esos experimentos ecológicos, premiados o castigados por la selección natural, pueden, por otro lado, ocurrir en cualquier etapa del ciclo vital. La longitud de las extremidades de una rana adulta puede ser muy importante en su desempeño en la lucha por la existencia. Ese factor puede incrementar o disminuir su capacidad de cazar y de fugarse de sus predadores, y eso acabará incidiendo en su éxito reproductivo. Además, antes de llegar a su fase adulta, una rana tiene que pasar por las duras y difíciles etapas de una metamorfosis, cuyo transcurso también está sujeto a múltiples amenazas y penurias. *La vida es prosa dolorida*, dice un tango. Por eso cualquier variación de estructura o de comportamiento en esa fase juvenil que permita responder mejor a dichas amenazas, o que permita enfrentar mejor a esas penurias, sin comprometer demasiado el buen desempeño ecológico en la rana adulta, por igual será premiada por la selección natural.

Si imaginamos que en una población de ranas surgen renacuajos con una tendencia a buscar alimento en las aguas más profundas y frías, y menos frecuentadas por predadores del estanque en el que habitan, podríamos imaginar también que ese cambio de comportamiento sería premiado por la selección natural. Esos renacuajos no sólo sufrirían una depredación menor, sino que además podrían estar descubriendo recursos alimentares menos procurados y por eso más abundantes. Ellos, cabría prever, llegarían a la fase adulta en mayor proporción que sus pares que nadan más cerca de la superficie. De ese modo, si esa tendencia a nadar en la profundidad se transmitiese a su descendencia, ese nuevo patrón etológico acabaría por tornarse más frecuente que el otro, o simplemente podría surgir una nueva variedad de esas ranas, cuya singularidad principal estaría en los hábitos de sus renacua-

jos. Las cosas, no obstante, pueden ser un poco más complicadas. Ese nuevo modo de comportarse puede ser más seguro, pero también podría ser contraproducente.

La temperatura más baja que reina en las profundidades del estanque o la oscuridad allí imperante podrían tener un efecto disfuncional en la forma adulta. El frío podría conspirar contra el crecimiento de los individuos, produciendo ranas demasiado pequeñas, y quizá por eso más fácilmente depredadas. La falta de luz, por su parte, podría producir una suerte de albinismo en la forma adulta que también podría facilitar esa depredación. La ventaja en la fase juvenil se vería contrabalanceada por una gran desventaja en la fase adulta. Así las cosas, a pesar de la aparición tal vez regular de renacuajos propensos a vivir en las profundidades, el comportamiento típico de los renacuajos de esa especie continuaría siendo el de nadar en las peligrosas, aunque más templadas y luminosas, aguas superficiales.

Los experimentos ecológicos, como vemos, son complejos y su resultado favorable o desfavorable depende de muchas variables. A lo largo de su ciclo vital, y en cada una de las etapas de dicho ciclo, un ser vivo está sometido, sucesiva y simultáneamente, a presiones selectivas muy variadas. Las ventajas que se obtengan respondiendo a alguna de esas presiones no deben comprometer demasiado la capacidad de responder a las otras (Lorenz, 1986, p. 43). Si el albinismo y la disminución de tamaño, resultantes de una fase juvenil transcurrida en aguas más profundas, no acarreasen tantas desventajas en la vida adulta, y las ventajas derivadas del hecho de no exponerse a las amenazas de las aguas superficiales las llegasen a compensar, entonces esa modificación en el patrón etológico de la fase juvenil sería premiada por la selección natural. Con el paso del tiempo veríamos que las ranas de nuestro estanque se van haciendo paulatinamente más claras y más pequeñas. O veríamos, *principio de divergencia mediante* (Stebbins, 1966, p. 91 y ss.), que al lado de las ya conocidas ranas, mayores y verdes, prosperan otras más pequeñas e incoloras.

Al fin y al cabo, no hay ranas sin renacuajos. Por eso todo lo que pueda facilitar que éstos se alimenten y se protejan puede muy bien compensar alguna que otra dificultad en la existencia de las ranas adultas. Aun así, alimentarse y protegerse no es lo único que un renacuajo tiene que hacer. Esas actividades, incluso,

no son más que medios para llegar a la rana adulta capaz de reproducirse. Puede decirse que el gran imperativo del renacuajo es desarrollarse. Pero esto, que no deja de ser obvio, nos pone ante dificultades que son muy distintas de aquellas que puede plantear el equilibrio entre las ventajas y desventajas ecológicas derivadas de una variación morfológica o etológica. Se trata del impacto que estas variaciones pueden llegar a tener en la dinámica intrínseca del desarrollo del organismo en el cual ocurren. Tanto las variaciones morfológicas cuanto las etológicas constituyen reprogramaciones de la ontogenia. Alteran algo, por poco que sea, del proceso de desarrollo del organismo en que ocurren, y eso puede conllevar consecuencias más o menos dramáticas para dicho proceso.

Como alguna vez lo puntualizó Jean Piaget (1969, p. 17), "se llama secuencial a una sucesión de estadios en la que cada uno es necesario, en la que cada uno es, pues, el resultado necesariamente del anterior (salvo el primero), y prepara el siguiente (salvo el último)". En ese sentido, Piaget lo quería subrayar cuando introducía esa definición, el desarrollo es un proceso estrictamente secuencial y altamente integrado. Por consiguiente, cualquier cambio en algunas de sus fases, sobre todo en las iniciales, puede perturbarlo de un modo tal que lo torne inviable. Puede decirse, por esta razón, que antes de ser un experimento ecológico, una reprogramación de la ontogenia es un experimento ontogenético más o menos arriesgado. Esto lo podemos entender volviendo al ejemplo de nuestras ranas.

La propensión a medrar en aguas más profundas, más oscuras y frías, que presentaban algunos renacuajos, podía tener consecuencias más o menos ventajosas, que siempre estaban en relación con las condiciones ecológicas a las que esa población de ranas estaba sometida en las distintas etapas del ciclo vital de sus efectivos. Como también lo vimos en nuestro análisis, esa reprogramación etológica podía tener efectos más generales en la ontogenia de dichas ranas. Las formas adultas de los renacuajos que se desarrollaban en las profundidades del estanque eran menores y más claras que las producidas por renacuajos criados cerca de la superficie. Esta diferencia no hacía que esas ranas, las menores y más claras, fuesen necesariamente inviables. Su éxito reproductivo dependía del modo en que se conjugaban y equilibraban las presiones selectivas que actuaban en la fase adulta con las presio-

nes que actuaban en la fase juvenil. Así las cosas, es fácil concebir una situación en la cual ese cambio etológico trajese alteraciones más perniciosas para la ontogenia.

Podemos imaginar una población de ranas en la cual surgen habitualmente renacuajos propensos a nadar en aguas profundas, pero que, pese a beneficiarse inmediatamente por la mayor seguridad de ese entorno, sufren una reprogramación de la ontogenia, causada por la falta de luz y la baja temperatura, que los impide llegar a la fase adulta. La falta de luz y la menor temperatura podrían impedir que sus sistemas endocrinos se desarrollen normalmente, lo que conduciría a que esos renacuajos, a pesar de llevar una vida relativamente segura y holgada en el fondo del estanque, nunca desarrollen ni los órganos necesarios para la reproducción, ni aquellos necesarios para la respiración aérea. Entonces, pese a gozar de una existencia relativamente fácil y larga como renacuajos, los individuos producidos por esa reprogramación ontogenética resultarían invisibles para la selección natural. Serían eliminados sin nunca haber llegado a ser parte efectiva del menú de opciones sobre el que dicha selección hace sus opciones. La selección natural, recordémoslo, es un fenómeno transgeneracional y lo que no atraviesa las generaciones, por ser estéril, no puede ser ni bendecido ni condenado por ella.

La fase reproductiva es una etapa esencial del ciclo vital de todo ser vivo. Una ontogenia que no llega hasta ella es una ontogenia truncada, incompleta. Por eso cabe decir que la reprogramación del desarrollo que no apuntó hacia ella constituyó un experimento ontogenético fracasado para las ranas, aunque, digámoslo, altamente instructivo para nosotros. El experimento nos enseñó que cualquier reprogramación de la ontogenia, antes de poder mostrarse más o menos ventajosa en lo relativo a las exigencias ambientales a las que está sometido un ser vivo, tiene que ser tal que no trunque o imposibilite la ontogenia del ser vivo que la padece. He ahí la importante moraleja evolutiva que nos deja la fábula de las ranas Peter Pan. Para comprender la evolución, el estudio de los factores ontogenéticos no puede ser menos relevante que el estudio de los factores ecológicos involucrados en la selección natural. La evolución, tendremos que asumirlo, tiene razones que la teoría de la selección natural desconoce y sobre las cuales la biología evolucionaria del desarrollo nos lleva a indagar.

La ontogenia, como dije, es un proceso cuyas partes y momentos están complejamente entrelazados e integrados. La modificación o postergación de cualquiera de sus etapas puede tener consecuencias dramáticas para las subsiguientes. Así, aunque sea fácil imaginar cuáles fueron las ventajas que para un pez representaba el paso hacia una respiración pulmonar que le permitiese explotar los recursos que se le ofrecían fuera del agua, es necesario entender que la serie de reprogramaciones ontogenéticas involucradas en esa transición no pudo ocurrir de cualquier manera y en cualquier orden (Stebbins, 1966, p. 153 y ss.; Allano y Clamens, 2010, p. 294 y ss.). Algunos cambios para ser ontogenéticamente posibles y viables debieron ocurrir después de otros. Las modificaciones paulatinas en los diferentes sistemas de órganos debieron seguir una secuencia que, además de ser ecológicamente conveniente, tuvo que haber sido ontogenéticamente aceptable. La tierra seca, despoblada de competidores y de depredadores, pudo haber esperado mucho tiempo, hasta que se dieron las condiciones que posibilitaron los experimentos ontogenéticos que permitieron que los vertebrados incursionen por ella.

La selección natural puede hacer muchas cosas con los diferentes linajes de seres vivos sobre los que opera. Aun así, insisten los teóricos de la biología evolucionaria del desarrollo, su accionar debe ocurrir siempre dentro de los márgenes y siguiendo las secuencias que imponen las exigencias organizacionales del desarrollo orgánico individual. Este es el *locus* primero de toda invención morfológica, funcional, e incluso etológica y, por esa razón, para comprender la evolución su estudio no puede ser menos relevante que el estudio de los factores involucrados en esa lucha por la existencia que es la responsable de la selección natural. Leight Van Valen (1973, p. 488) dijo alguna vez que "la evolución es el control del desarrollo por la ecología". Ahora, casi parafraseando a un internalista gnoseológico como lo fue Leibniz, los teóricos de la evo-devo, internalistas biológicos al fin, podrían agregar "y por el desarrollo *ipse*". A Van Valen, ciertamente, ese trocadillo no le molestaría (Reiss, 2009, p. 327).

LAS IMPOSICIONES DE LA AGENDA ONTOGENÉTICA

La selección natural, siempre hay que recordarlo, no es simple eliminación de lo inviable. Es premio a lo que resulta más conveniente y castigo a lo que lo es en grado menor. En realidad, siempre opera sobre una oferta de alternativas viables. Si esas alternativas no fuesen viables, no podrían entrar en competición y no cabría hablar de selección natural. La composición de esa oferta previa de alternativas se transforma en un determinante crucial de las sendas de la evolución (Mayr, 1988, p. 109), y entonces el estudio de los fenómenos ontogenéticos es imprescindible para explicar dicha composición (Amundson, 1998, p. 108; 2001a, p. 326). Cualquier variante que pueda ofrecerse al severo escrutinio de la selección natural tiene que poder corporizarse antes en una alteración ontogenéticamente posible y aceptable [5], y es ahí que los constreñimientos ontogenéticos toman cartas en la determinación del curso de la evolución (Martínez, 2009, p. 158).

Para que una variante fenotípica surja y pueda entrar en competencia darwiniana con otras, o para que durante algún tiempo pueda flotar arrastrada por la deriva génica, algo en el proceso de la ontogénesis tiene que ser atrofiado o hipertrofiado, agregado o suprimido, transpuesto o deformado, postergado o anticipado (Arthur, 2002, p. 760; 2004a, p. 216). Sea cual sea la índole de esa alteración, tiene que cumplir con dos requisitos fundamentales: tiene que ser accesible para el sistema en desarrollo (Maynard Smith, et al., 1985, p. 269; Raff, 2000, p. 78) y no tiene que producir la disrupción de dicho sistema. Es decir, en primer término, tiene que tratarse de una alteración posible de ser producida en y por ese mismo proceso ontogenético y, además, tiene que ser tal que ni aborte ese proceso ni genere un monstruo totalmente inviable [6].

Si en una primera aproximación a las preguntas de la evo-devo nos permitimos una retórica que no destaque, o que ignore, el legítimamente pretendido papel determinante y no meramente limitante que los constreñimientos ontogenéticos desempeñan en la evolución, se podría decir que la biología evolucionaria del desarrollo se interesa por los factores que definen los márgenes de la evolución posible de cada linaje de seres vivos (Arthur, 1997, p. 218; 2004a, p. 122). Quien asume la agenda de la evo-devo, se puede así decir, ya no se pregunta por qué las frecuencias de ciertas variantes se alteraron o se preservaron; lo que quiere saber

es por qué, en un determinado momento de la historia de un linaje, las variantes fueron las que fueron y no otras. La selección natural y las otras fuerzas evolutivas clásicas como la deriva genética y la migración, operan siempre sobre un muestrario cerrado de alternativas, y lo que ahora está en cuestión es cómo se configura y se altera ese muestrario que, forzosamente, empuja a la evolución en unas direcciones y no en otras.

Quien sigue el cuestionario de la evo-devo ya no quiere saber cuáles son las fuerzas que pujan por alterar la permanencia de la forma ancestral. Su pregunta típica no es '¿por qué el cambio y no más bien la constancia de las formas?'. A primera vista, por lo menos, su cuestión fundamental parece ser '¿por qué esas y no más bien otras alternativas de cambio?'. Como acabo de decir, esta forma de presentar los objetivos cognitivos de la biología evolucionaria del desarrollo podría darnos una imagen puramente restrictiva, meramente limitativa, de los constreñimientos ontogenéticos. Ellos, sin embargo, no son una pura negatividad, sino que imponen efectivamente una dirección al cambio evolutivo. No son algo que simplemente se opone a los factores de cambio, sino genuinos factores de cambio, aunque también de permanencia, que le imponen direccionamientos a la evolución [7].

En primer lugar, si volvemos sobre los constreñimientos universales y recordamos que éstos tienen que ver con conformaciones hereditarias, o directamente fenotípicas, que determinan a la ontogenia en virtud de una legalidad puramente físico-química, tendremos que aceptar que ellos no son una simple limitación o restricción. Allí estaríamos ante factores que, activamente, empujan la oferta de variantes en cierta dirección y así, inevitablemente, le imponen a la selección natural una determinada agenda de trabajo. Ésta tendrá que limitarse a actuar a partir de lo que esos factores insistan obcecadamente en generar. Algo semejante se puede decir de los constreñimientos locales. Éstos, conforme los teóricos de la biología evolucionaria del desarrollo con toda razón insisten, también desempeñan un papel positivo en la determinación de la dirección y la secuencia efectiva del cambio evolutivo. Esa determinación tiene que ver, sobre todo, con el orden o la secuencia en la que deben darse las reprogramaciones ontogenéticas, que son la genuina materia prima de los fenómenos evolutivos.

En cierta forma, podría decir un detractor de la alegada novedad de la evo-devo, las cosas no han cambiado mucho: la variación propone y la selección natural dispone. Aunque esta última fórmula puede ocultarnos que la selección natural sólo dispone dentro de un abanico restringido de alternativas que los mecanismos ontogenéticos insisten en proponer, conforme a una secuencia propia, sin importar lo grande que pueda ser la población en evolución y a pesar del tiempo que transcurra [8]. Por otro lado, y esta no es una cuestión menor, también es importante recordar que no existe selección natural si no hay alternativas en pugna. Por eso, hablar de la selección natural como si ella tuviese alguna existencia independiente de esas alternativas, constituye una abstracción improcedente y engañosa.

En realidad, decir que la selección natural es la única fuerza que guía la evolución sería como creer que cuando optamos entre uno de los dos únicos caminos posibles para llegar a otra ciudad, somos nosotros los que estamos trazando la ruta. Peor aún, sería como creer que cuando el *voto popular* consagra a uno entre dos candidatos a presidentes, son los ciudadanos los que están pautando el destino de la República. La selección natural dispone, claro, y podría comentar un *evodevoista* socarrón, ella debe hacerlo a partir de una *formule* cerrada, *a la francesa*, que sigue una secuencia prefijada e inalterable, y no a partir de una generosa mesa de *buffet*, *a la brasileña*, que ofrece simultáneamente múltiples alternativas posibles que pueden explorarse y combinarse en cualquier orden y medida, sin restricciones de ninguna naturaleza. La selección natural, podríamos también decir, no escribe la historia de un linaje a partir de un vasto banco de letras y palabras aisladas que combina según sus propias exigencias. La selección natural, en todo caso, define esa historia como lo hace el lector de *Rayuela*, o como lo permitían hacer aquellos libros de la serie *Elije tu propia aventura*.

No se trata, claro, de decretar que Brian Goodwin tiene razón y que la selección natural no es más que una ilusión semejante a la de navegar en un barquito de Disneylandia (Dennett, 2000, p. 338). Se trata de aceptar que el cambio evolutivo, al depender de una oferta previa de variantes, tendrá que asumir los caminos que éstas le ofrecen como alternativas, y tendrá que recorrerlos según las secuencias, ontogenéticamente pautadas, en las que esas alter-

nativas se presentan (Beatty, 2010, p. 37 y ss.). La ontogenia, como no me canso de insistir, es un proceso necesariamente secuencial, hay cosas que tienen que ocurrir después de otras, hay estructuras que les sirven de base a otras. Eso acaba teniendo consecuencias para la propia filogenia. La oferta de variantes sólo podrá ir cambiando en el orden permitido por esas secuencias ontogenéticas. Esto hará que la agenda de la evolución quede, de algún modo, subordinada a la agenda del desarrollo. Todo un escándalo, y todo un nuevo campo a ser estudiado. Asumiendo esto último, la evolución puede ser vista como una exploración y profundización transgeneracional de las alternativas de cambio ofrecidas por la ontogenia.

En el desarrollo orgánico individual, recordemos a Piaget, una estructura sólo surge cuando existen otras estructuras previas que le sirven de base, y el estudio de esas etapas puede permitirnos determinar cuáles fueron los pasos que siguió la propia evolución cuando produjo una innovación morfológica determinada (El Hani y Almeida, 2010, p. 103). Si en la ontogénesis, un órgano B surge por la diferenciación de las células que componen el tejido de un órgano A ya parcialmente conformado, entonces podemos inferir que B es una innovación evolutiva posterior al surgimiento de A. La selección natural puede hacer muchas cosas con A y con B, pero si las células de B son una especialización de las células de A, la evolución necesariamente tuvo que producir B después de A. La ley de Von Baer, según la cual "en el desarrollo, las estructuras generales aparecen antes que las especializadas", como Sterelny y Griffiths (1999, p. 365) lo han señalado, puede venir a transformarse en algo semejante a una 'ley de la evolución'.

De modo semejante, si descubrimos que en el desarrollo de los animales segmentados el surgimiento y la separación de estos segmentos es algo anterior a su diferenciación morfológica y funcional, podremos concluir también que la evolución primero produjo seres modulares, fragmentando o repitiendo una estructura prexistente, y luego comenzó a trabajar por separado esos segmentos, adecuándolos a diferentes desempeños funcionales. Será, por otra parte, el propio estudio del desarrollo el que nos permitirá saber si lo que hubo fue la fragmentación o la repetición de una estructura prexistente (Schmitt, 2004, p. 521). La selección natural, claro, habrá de ser siempre el tribunal que juzgará la

conveniencia y la oportunidad de cada una de esas innovaciones (Chaline, 2006, p. 324). Pero ella no podrá alterar, ni explicar, esa secuencia. Ésta sólo se explicará por la pauta, la agenda que la ontogenia le impone a la filogenia. Por eso, si bien es cierto que la paleontología puede mostrarnos cuál fue de hecho esa secuencia (Allano y Clamens, 2010, p. 295), su razón última sólo podrá ser develada por la biología evolucionaria del desarrollo. No porque esta disciplina cuente con recursos cognitivos superiores a los de las otras disciplinas de la biología evolucionaria, sino por el simple hecho de que es ella la que se pregunta por esa razón.

La ontogénesis puede o no recapitular a la filogénesis [9], bien que la limita y también la orienta [10]. La limita estableciendo cuáles modificaciones son viables y cuáles no, y al hacer eso la orienta. Si un carácter A puede cambiar a las formas derivadas A_1 o A_2, pero la viabilidad de A_1 depende de que, simultáneamente al cambio que lleva a ella, ocurra otra serie compleja de cambios en otros caracteres, y la viabilidad de A_2 no depende de esa coincidencia feliz, entonces este último será un cambio más probable que aquél. Para la evolución, para decirlo de algún modo, el estado A_2 será más accesible, más fácil, que el estado A_1 (Arthur, 2004b, p. 283). Esto puede explicar que A_2 se dé, y no A_1, aun cuando nosotros pudiésemos imaginar que este último podría ser darwinianamente más eficaz o más conveniente que aquél. Una innovación puede ser muy útil, pero si es muy difícil de ser incorporada al proceso de desarrollo, entonces es posible que nunca ocurra y que en su lugar ocurra otra. Que aparezca una innovación, que tal vez sea un poco menos eficaz en términos adaptativos, pero que exija una reformulación menor y menos improbable de la ontogenia.

En síntesis, los constreñimientos ontogenéticos no pueden dejar de ser reconocidos como una fuerza evolutiva, y aquellos que los invocan parecen estar justificados cuando pretenden que sean considerados en el mismo plano que la selección natural. Es decir, como un factor sin el cual no se puede comprender ni la dirección ni la secuencia de los cambios evolutivos. Hasta se comprende que no falten los *extremistas maximalistas* que sugieren que la selección natural tendría que ser dejada en un segundo plano, vista la importancia que podría revestir ese control de la evolución que es ejercido por la ontogenia (Depew, 2010, p. 10). Pues bien, no

quiero dejar de decirlo, me parece muy poco plausible que esa actitud maximalista pueda prosperar.

No creo que la comprensión de los fenómenos evolutivos pueda esperar todo, o casi todo, de los constreñimientos ontogenéticos, prescindiéndose en mayor medida de la selección natural. Me parece, además, que hasta donde puede verse y a pesar de todo lo que la biología evolucionaria del desarrollo pueda conseguir, habrá que seguir considerando a la selección natural como un agente protagónico, y no meramente marginal o coadyuvante, de los cambios evolutivos (Minelli, 2010, p. 218). La divergencia filética y la adecuación de los seres vivos a las perentorias y cambiantes exigencias ambientales que los asedian son dos fenómenos indisolublemente entrelazados, cuya explicación difícilmente sería viable sin recurrir a la teoría de la selección natural (El Hani y Almeida, 2010, p. 11). Ahí sus servicios explicativos seguirán siendo imprescindibles. Aunque, claro, si jugamos a ser zorzales, siempre podremos imaginar, fantasear, anunciar, el advenimiento de una *superbiología* futura en la que las preguntas que se plantea la teoría de la selección natural se disuelvan, o sean respondidas por otras vías. En tanto eso no suceda, y nada indica que eso pueda ocurrir, la selección natural seguirá siendo convocada por los biólogos.

Más allá de esta última cuestión, lo que más debe importarnos aquí es que ese retorno de la ontogenia señala la emergencia de un nuevo cuestionario o de una nueva agenda para la biología evolucionaria. Ahora ya no se trata de sólo preguntar por qué las frecuencias de ciertas variantes se alteraron o se preservaron. De lo que también se trata es de saber por qué las variantes fueron las que efectivamente fueron y tuvieron que sucederse en la secuencia en la que de hecho lo hicieron (Fodor y Piatelli-Palmarini, 2010, p. 71; Marshall, 2010, p. 659). Asuntos sobre los cuales la teoría de la selección natural, que supone la oferta de variantes como una condición antecedente del cambio evolutivo, como un dato primitivo, no tiene mucho que decir. Será el análisis de esas nuevas preguntas lo que nos permitirá comenzar a entrever el ideal de orden natural sobre el que se apoyan las indagaciones de la evo-devo. Será así como podremos llegar a vislumbrar los contornos de esa nueva teoría de la evolución que, he estado diciendo,

se está articulando en los gabinetes de la biología evolucionaria del desarrollo.

LOS LÍMITES DE LO POSIBLE

Más allá del reconocimiento del indudable papel codeterminante y no meramente limitante que los constreñimientos ontogenéticos desempeñan en la evolución, uno de los fenómenos que más parece intrigar a los cultores de la biología evolucionaria del desarrollo es el carácter relativamente acotado o restringido del elenco de formas generado por la evolución (Reiss, 2009, p. 329). Es importante notar que esto último no va en desmedro de lo primero. Que, en algún sentido, el elenco de formas generado por la evolución sea restringido, no implica negar que la causa de esa restricción sea un conjunto de fuerzas que activamente llevan a la evolución por ciertos caminos y la apartan de otros. Del mismo modo en que *omnis determinatio est negatio*, todo direccionamiento es una opción entre dos o más trayectorias, tal que una de ellas es preferida y las otras preteridas. Por eso explicar esas exclusiones es lo mismo que explicar las direcciones y las pautas de cambio que, efectivamente, activamente, los constreñimientos ontogenéticos le imponen a la evolución.

Desde un punto de vista evolutivo, parecen constatar los teóricos de la evo-devo, 'no todo es posible' y nos llaman a preguntarnos por qué eso es así [11]. En este sentido, preciso y limitado, el programa y los objetivos de la biología evolucionaria del desarrollo guardan cierta analogía con el programa y los objetivos de la anatomía comparada cuvieriana (Faria, 2007, p. 185 y ss.), y cuando propongo esta analogía lo hago a sabiendas de estar yendo a contramano de lo que usualmente se dice. Lo común, como lo hicieron Amundson (2001a, pp. 307-8) y Gould (2002, p. 329), es aproximar el punto de vista de la evo-devo con las tesis de Etienne Geoffroy Saint-Hilaire, y considerar a Cuvier, su contrincante en la célebre *polémica de los análogos* (Caponi, 2008a, p. 93), como si fuese una suerte de adaptacionista predarwiniano. La evo-devo estaría próxima al 'estructuralismo' de Geoffroy, y la teoría de la selección natural retomaría el supuesto adaptacionismo predarwiniano de Cuvier. Creo que esto último constituye un error. Las ideas de Geoffroy pueden tener algo que ver con la moderna

evo-devo [12], pero Cuvier no tenía nada de adaptacionista (Caponi: 2008a, p. 59; 2011a, p. 31).

Lo que a él le interesaban eran las leyes que presidían la organización de los seres vivos y pensaba esa organización a la manera de un fisiólogo: como modo de funcionamiento y no como modo de constitución (Caponi, 2008a, p. 90), y justo fue ese el origen de su desavenencia con Geoffroy. Este último pensaba a la organización como un embriólogo y por eso se preocupaba por los procesos involucrados en la constitución de las formas vivas (Faria, 2007, p. 188; Caponi, 2008a, p. 91). Con todo, pese a no pensar como un embriólogo, Cuvier también estaba interesado en elucidar las leyes que nos permitirían discriminar entre modos posibles y modos imposibles de organización (Faria, 2007). Cuvier, como observó Jordi Agustí (2003, p. 54), tenía "una visión arquitectural del ser vivo", y su primera constatación fue "la existencia de arquitecturas prohibidas", de combinaciones concebibles de órganos que estaban excluidas de la naturaleza. Nuestra imaginación puede, en efecto, figurarse un monstruoso carnívoro que a sus colmillos agregue cuernos y pesuñas. Sólo que la naturaleza no puede incluirlo en su catálogo.

Un ser semejante no es posible en la medida en que su constitución repugna ciertos principios fundamentales que establecen el dominio de los seres con *condición de existencia*, y es el objetivo de la anatomía comparada el darnos a conocer esas leyes de correspondencia entre órganos que, al mismo tiempo en que definirán el universo de los seres posibles, también nos explicarán por qué es que ciertas combinaciones de órganos están ausentes de la naturaleza (Houssay, 1922, p. 80; Caponi, 2008a, p. 52). La anatomía comparada de Cuvier era una ciencia de la organización (Guillo, 2003, p. 117; Caponi, 2008a, p. 30), y fue sólo con Darwin que esta disciplina se transformó en genealogía. La afirmación de Konrad Lorenz (1986, p. 101), según la cual "en terminología biológica 'comparar' significa reconstruir el árbol genealógico a partir de las similitudes y diferencias de características", es válida únicamente en un universo darwiniano. Nada nos dice de lo que esa disciplina era antes de ser cooptada por la biología evolucionaria (Russell, 1916, pp. 247-8; Caponi, 2011a, pp. 102-3).

Si a Cuvier le importaba entender por qué no era posible un carnívoro con cuernos, a los teóricos de la evo-devo les interesa

saber por qué no hay vertebrados hexápodos (Sterelny y Griffiths, 1999, p. 232) o ciempiés con un número par de segmentos (Minelli, 2010, p. 217; Arthur, 2011, p. 213). La evolución ha hecho muchas cosas con los miembros de los tetrápodos, pero nunca colocó una tercera articulación entre la del omóplato y la del codo, como la tienen los elefantes y rinocerontes de Dalí. Además, los teóricos de la biología evolucionaria del desarrollo consideran que debe haber una explicación evolutiva para las constantes morfológicas que esas lagunas del morfoespacio ponen en evidencia. La ausencia de la *articulación de Dalí* pone en evidencia la constancia, la estabilidad evolutiva del miembro vertebrado, y explicar la imposibilidad, o la improbabilidad, de la morfología imaginada por Dalí es lo mismo que explicar la constancia o la necesidad de la morfología efectivamente producida y sostenida por la evolución.

Es importante resaltar que mientras Cuvier (1805, p. 58) intentó explicar las limitaciones y constantes morfológicas que a él le interesaban con base en leyes de la correlación de los órganos que, a su entender, definían el universo de las organizaciones fisiológicas posibles (Caponi, 2008a, p. 50), los teóricos de la evo-devo quieren explicar las limitaciones y constantes morfológicas que a ellos les interesan con base en restricciones y direccionamientos ontogenéticos que pautarían el universo de las innovaciones morfológicas que pueden ocurrir en un momento dado de la historia evolutiva de un taxón [13]. Para Cuvier, que pensaba como fisiólogo, sólo importaban los constreñimientos funcionales. Para la biología evolucionaria del desarrollo, en cambio, las claves relevantes para explicar esas limitaciones, que son el simple reverso de genuinas regularidades, residen sobre todo en los constreñimientos ontogenéticos.

Por otra parte, del mismo modo en que Cuvier estaba interesado en mostrar cómo esas limitaciones impuestas por las leyes de correlación de los órganos también permitían entender el tipo de organización de las formas efectivamente presentes en la naturaleza, a los teóricos de la evo-devo les interesa mostrar cómo el árbol de la vida, pese a la relativa disparidad de las formas que exhiben sus ramas, pudo generarse dentro de ese conjunto de restricciones y de direccionamientos que los constreñimientos ontogenéticos le imponen a la filogenia. De ahí deriva el interés que para ellos revisten las grandes invenciones evolutivas [14]. El

surgimiento de nuevos y diferentes planos corporales, como el de los artrópodos o el de los vertebrados, el surgimiento de organismos segmentados, o la aparición de vertebrados dotados de dos pares de miembros, son cosas que sorprenden y piden explicación porque son proyectadas sobre un conjunto de constreñimientos que las tornan improbables o problemáticas (Love, 2003, p. 311 y p. 323). En este caso, es cierto, la pregunta ya no es '¿por qué no todo es posible?', sino, '¿cómo eso fue posible?'.

Esta segunda pregunta se plantea porque, previamente, ya se ha asumido que esas invenciones evolutivas no sólo surgen sobre un horizonte de restricciones que deben ser superadas, sino que además, para ser alcanzadas, dichas innovaciones deben estar en la trayectoria de esos direccionamientos que la ontogenia también le impone a la oferta de variaciones. Para que la existencia de algo se presente como un hecho problemático que requiere explicación, esa existencia tiene que ser considerada bajo la presunción de que no todo es posible en cualquier momento. Si el universo de las formas posibles y accesibles al cambio evolutivo no fuese percibido como restringido, la pregunta por la posibilidad de las invenciones evolutivas no tendría mayor importancia. Esas invenciones serían percibidas y explicadas sólo a la manera prevista por la teoría de la selección natural, es decir, como meros alejamientos de la forma ancestral exigidos por los avatares de la lucha por la existencia o promovidos por la deriva genética (Stebbins, 1966, p. 152-3). En ese caso, en suma, la pregunta no sería '¿cómo fue ese cambio posible?', sino más bien, '¿por qué es que ese cambio, ese alejamiento de la forma ancestral, ocurrió?'

No creo, de todos modos, que este contraste entre los intereses de la evo-devo y aquellos que son propios de la teoría de la selección natural justifiquen la afirmación de que la selección natural no provee una explicación de la forma; concuerdo en esto con Martínez y Moya (2011). Toda explicación es relativa a los objetivos cognitivos de una teoría (Rosenberg, 2006, p. 19), y dados los objetivos de la teoría de la selección natural, que no son los de la biología evolucionaria del desarrollo, el mecanismo de la selección natural nos da una explicación suficiente no de por qué un organismo tiene determinada configuración fenotípica, y sí de por qué los diferentes linajes de seres vivos presentan los caracteres que efectivamente presentan. Si, a diferencia de Sober (1984,

p. 152), no se pierde de vista la distinción entre explicar por causas próximas los contornos de un organismo y explicar por causas remotas los estados que presentan los caracteres de un linaje, no hay por qué negar la capacidad que la selección natural tiene para explicar los perfiles de lo viviente (Martínez y Moya, 2011, p. 3).

Explicar la forma de una herramienta en virtud de los desempeños funcionales que de ella se esperan es una cosa, y explicar cómo esa herramienta fue construida, precisando si fue fundida o forjada, es otra. Ambas cosas pueden ser descritas como explicaciones de su forma. Es ocioso descalificar una para convalidar a la otra, y eso vale para el caso de las diferentes explicaciones que la biología evolucionaria del desarrollo y la teoría de la selección natural buscan darle a las formas de los seres vivos (Minelli, 2010, p. 222). Lo que es cierto, de todos modos, es que la biología evolucionaria del desarrollo ve enigmas en la novedad morfológica que la teoría de la selección ignora por completo. Si bien aquí sería oportuno agregar un 'y viceversa'.

En cierto sentido, como lo dijo Kim Sterelny (2000, S375), "la novedad es simplemente lo inverso del constreñimiento". La novedad es lo que se impuso pese al constreñimiento (Nuño y Etxeberría, 2010, p. 210). Vistas desde un ángulo ligeramente diferente, las grandes invenciones evolutivas también son importantes porque si se asume que existen direccionamientos ontogenéticos que llevan a la evolución por ciertos caminos antes que por otros, también será necesario saber cuáles fueron los direccionamientos que empujaron en la dirección de esa innovación. Ahí la novedad es vista como algo que llegó cabalgando esos direccionamientos, como algo que llegó surfeando las olas del sesgo ontogenético. Si algo ocurre, en síntesis, es porque es posible y también porque su ocurrencia es más fácil, o probable, que la ocurrencia de otra cosa. Por eso, para comprender su posibilidad y su facilidad, hay que mostrar cómo es que dicha innovación se encaja en ese universo de restricciones y de direccionamientos que, se supone, limitan y pautan la senda de la evolución. He ahí la peculiaridad de la explicación de las formas biológicas que es buscada por la biología evolucionaria del desarrollo.

Como ya lo dije un poco más arriba, para tornar posible las reprogramaciones de la ontogenia que supuso pasar de un pez a un anfibio, la evolución debió seguir ciertos pasos. No cualquier

camino era igualmente posible; no cualquier secuencia de reprogramaciones ontogenéticas intermediarias era igualmente viable y probable. Ciertas estructuras tuvieron que surgir primero para posibilitar el surgimiento de otras, y sin el conocimiento de esa secuencia, una explicación que confíe todo a las operaciones de la selección natural, sin considerar las dificultades intrínsecas del cambio morfológico, puede no ser otra cosa que una pobre fábula adaptacionista. Asumir que no todo es posible, sospechar que hay caminos que se abren a la novedad y otros que se le cierran, hacen que la propia innovación morfológica, y no su simple conveniencia, sea vista como un enigma digno de la mayor atención.

Por su parte, la idea de que *no todo es posible* sólo tiene sentido si el universo de lo actual, el repertorio de las formas realmente existentes, es pensado como un recorte de un universo más vasto de alternativas concebibles, algunas de las cuales son realizables y otras no. Esto es, esas mismas restricciones que hacen tan interesantes a las grandes innovaciones evolutivas sólo pueden entrar en consideración, sólo pueden ser constatadas, en la medida en que ellas contradicen la presunción de un mundo más rico que el efectivamente producido por la evolución. Sin esta presunción, las limitaciones de lo posible evolutivo no serían percibidas como tales, y si ellas no fuesen percibidas, las grandes invenciones evolutivas no revestirían mayor interés. Éstas sólo serían consideradas como respuestas a presiones selectivas y nunca llevaría a preguntarnos por cómo pudieron ser posibles y accesibles para la evolución. Ahí, insisto, sólo se plantearía la clásica pregunta darwiniana: "¿por qué la apomorfia y no más bien la plesiomorfia?"

LA UNIDAD DE TIPO

Según una contraposición entre biología del desarrollo y biología evolucionaria, propuesta hace más de una década por Richard Lewontin (2000a, pp. 11-12), podríamos pensar que, dadas dos especies dentro de un mismo género, supongamos dos especies hermanas, el biólogo del desarrollo tendería siempre a ocuparse en desentrañar los mecanismos ontogenéticos involucrados en la conformación de los rasgos estructurales comunes a ambas, y el biólogo evolucionario se interesaría primariamente en los procesos selectivos que pudiesen explicar las diferencias entre ellas.

Para este último, podríamos también decir siguiendo a Lewontin (2000b, pp. 17-18), lo relevante sería comprender por qué las diferentes especies de pinzones que habitan las Galápagos presentan esa notoria variedad de picos. Para el biólogo del desarrollo, mientras tanto, lo importante sería saber cómo, por la mediación de qué procesos embriológicos, el pico de esos pájaros, e incluso el de todas las aves, es generado.

Sin embargo, si pensamos en los temas que hoy ocupan a quienes trabajan en la biología evolucionaria del desarrollo, veremos que esa contraposición ya no se sostiene. Ésta sólo vale si pensamos a la biología evolucionaria en los términos consagrados por la nueva síntesis, es decir, si consideramos a la teoría de la selección natural como el eje articulador de toda esa disciplina. Las investigaciones de la evo-devo parecen responder a un interés por las semejanzas morfológicas entre los seres vivos que contrasta con ese interés por las diferencias, al que Lewontin se refería y al que aludí largamente en el capítulo anterior. Además de relativizar o de menoscabar la diversidad de las formas vivas, quienes asumen el programa de la evo-devo se empeñan en explicar esas semejanzas que la teoría de la selección natural considera como explicadas de antemano por la mera filiación común. Esto, vale subrayarlo, también puede servir para explicar las suspicacias y las perplejidades que la biología evolucionaria del desarrollo suscita entre aquellos que entienden a la evolución en virtud de los parámetros epistemológicos establecidos por la nueva síntesis.

El naturalista que sigue la agenda erotética impuesta por la teoría de la selección natural se sorprende por la variedad de las formas. Se asombra, en realidad, por aquello que dicha teoría, por exigencia de su propio ideal de orden natural, lo lleva a tomar como sorprendente (Gerson, 2007, p. 436-7). En ciencia, podemos decirlo sin amargura, no hay asombro espontáneo: toda sorpresa está teóricamente sesgada. La evo-devo, por su parte, nos llama la atención sobre aquello que en cada etapa del proceso evolutivo parece acotar esa variedad (Arthur, 2006, p. 131; El Hani y Almeida, 2010, p. 13). Para el darwinista ortodoxo, el teórico de la biología evolucionaria del desarrollo tiene algo de aguafiestas. Este último no sólo no se inmuta ni se asombra por la variedad de las formas biológicas, sino que hasta parece inclinado a negarla o a relativizarla. Las especies de pingüinos son muy variadas, aunque vistas

desde cierto ángulo —desde el cual a los teóricos de la evo-devo les gusta mirar— todas tienen algo de cormorán. Además, el hecho de que cormoranes y pingüinos lleven existencias tan diferentes, sólo sirve para tornar más intrigante esa semejanza.

La teoría de la selección natural, ya lo vimos, siempre nos lleva a preguntarnos el porqué de la divergencia y del cambio morfológico y etológico. Nos enseñó a sorprendernos por la variedad morfológica y etológica exhibida por los pinzones de Galápagos. También puede ser interesante que nos preguntemos por qué, no obstante las diferencias que existen en sus modos de vida, esos pinzones mantienen en toda la línea un cierto diseño común. Y descubrir las causas efectivas de esa permanencia, nos dicen los cultores de la biología evolucionaria del desarrollo, puede ser muy importante para comprender la senda efectivamente seguida por la evolución de ese linaje. Así, en lugar de pensar que la unidad de tipo ya está de antemano explicada por filiación común, y que ella no es más que el residuo momentáneamente intocado de una historia de cambios cuyo principal motor es la selección natural, los teóricos de la evo-devo trabajan con la hipótesis de que esa unidad de tipo también puede preservarse por la existencia de mecanismos ontogenéticos subyacentes que posibilitan y facilitan ciertos cambios e impiden otros, o los hacen menos probables.

La biología evolucionaria del desarrollo no se resigna a esa concepción meramente vestigial o histórica de la unidad de tipo, o de las homologías, con base en la teoría de la selección natural (Amundson, 2005, p. 239). Para los teóricos de la evo-devo, en efecto, las homologías no son el simple remanente de una forma ancestral común (Amundson, 2001b). Insisten en que la permanencia de ciertos caracteres o la constancia de ciertas relaciones entre caracteres sería explicable como el resultado de constreñimientos ontogenéticos [15]. En ciertos taxones, algunos caracteres o conformaciones particulares tenderían a permanecer no por el simple hecho de que la selección natural los haya dejado coyunturalmente intocados, sino porque su modificación podría exigir reprogramaciones de la ontogenia muy improbables o incluso imposibles (Nuño y Etxeberría, 2010, p. 210-1). Habrían permanecido constantes no por el hecho de que sus estados variantes nunca hayan sido premiados por la selección natural, sino por la

simple razón de que por depender de reprogramaciones ontogenéticas altamente improbables dichas variantes nunca surgieron. Siempre quedaron excluidas de una oferta de variantes inevitablemente sesgada y restringida.

Lo que permanece no lo hace por simple inercia o por el simple hecho de que la selección natural aún no haya encontrado una buena razón para cambiarlo. Lo que permanece lo hace porque, de hecho, es más resistente al cambio que otras estructuras que se mostraron más flexibles, más capaces de variar, y así se prestaron más dócilmente al juego de la selección natural y a las vicisitudes de la deriva genética. No todo cambia al mismo ritmo, no todas las estructuras biológicas muestran la misma capacidad de evolucionar, no todas tienen el mismo índice de evolucionabilidad. De esa forma, la biología evolucionaria del desarrollo busca la razón de esa diferencia en los mismos constreñimientos ontogenéticos que explican por qué no todo es posible. Con todo, en realidad ambas cuestiones terminan fundiéndose. Explicar homologías es explicar por qué la evolución de cada linaje de seres vivos parece no poder apartarse de ciertas constancias, quedando inhibida de ensayar o explorar ciertas alternativas que, a primera vista, se dirían posibles y hasta eventualmente convenientes.

Los teóricos de la evo-devo, se suele decir, por eso están más interesados en la unidad de tipo que en la variedad de las formas [16]. Por atrás de esa variedad de formas que tanto llama la atención al darwinismo ortodoxo, ellos, conforme ya lo dije más arriba, gustan de apuntar y resaltar ciertas constantes y redundancias. Las herejías morfológicas parecen respetar ciertas reglas, temas o padrones fundamentales, y hay alternativas de cambio que nunca son ensayadas o exploradas. Además, los planes corporales, los grandes *bauplanes*, tienden a permanecer; sus grandes alteraciones son pocas y muy estables (Hall, 1992, pp. 75-81; Arthur, 1997, pp. 48-50). Éstos, dirán los teóricos de la evo-devo, son los verdaderos y los grandes enigmas de la evolución (Azkonobieta, 2005, p. 153).

En esa actitud, incluso, hasta pueden imaginarse apoyados por Aristóteles. Sólo hay ciencia de lo general y el interés por las constancias morfológicas de la evo-devo parece más afín a esa exigencia aristotélica que el interés darwiniano por las minucias de la diversidad biológica. Aquí no hay que perder de vista que ese interés por las constancias también obedece a una opción

teórica particular y no a una exigencia general de la razón. Del mismo modo en que la variedad se torna interesante cuando es proyectada sobre un ideal de orden natural que hacía esperable la preservación de la forma ancestral, la unidad de tipo sólo puede sorprendernos en la medida en que ella también contradice o defrauda la expectativa de un mundo de formas alternativas que se insinuaba más rico que el austero, y un poco redundante, mundo real. Las inquietudes de la biología evolucionaria del desarrollo no son ni más espontáneas ni menos teóricamente comprometidas, ni tampoco más acordes a las *exigencias de la razón*, que aquellas que promueve la teoría de la selección natural.

LO CONCEBIBLE, LO POSIBLE, LO PERMISIBLE

Tanto en el modo como la evo-devo encara el problema de la homología, como en el caso de la pregunta por la imposibilidad de ciertas morfologías, se pone en evidencia que este campo de la biología evolucionaria parte de la presuposición de un estado de fuerza cero diferente de aquel que guía las indagaciones pautadas por la teoría de la selección natural. Ésta presume la permanencia de la forma ancestral como aquello que no precisa explicación, y su objetivo es explicar los desvíos y alejamientos de esa forma ancestral que la evolución produce. La evo-devo, en cambio, presume la variedad de las formas como algo que no precisa de mayores explicaciones. ¿Si algo es posible —parecen pensar quienes ahí trabajan— por qué la evolución no lo produciría? Al fin y al cabo, podrían decir los teóricos de la biología evolucionaria del desarrollo, las condiciones en las que los seres vivos desarrollan sus existencias y las exigencias a las que están sometidos son tan variadas y perentorias, que nada hay de asombroso en que la vida tienda a agotar todas las posibilidades que contribuyan a enfrentar esos desafíos.

Para la biología evolucionaria del desarrollo, la diversidad de las formas, aunque no la disparidad morfológica que se muestra en las grandes innovaciones evolutivas, parece ser algo mucho menos urgente de ser explicado que el hecho de que esa misma diversidad sea siempre limitada. Es ahí en donde puede comenzar a entreverse la entrada en juego de un ideal de orden natural distinto de aquel sobre el que se funda la teoría de la selección

natural. Con todo, para entender realmente en qué sentido se puede afirmar que la filogenia despliega un abanico de formas más restringido que lo esperable, es necesario comprender, de un modo general, esa noción de constreñimiento ontogenético a la que aquí se ha apelado. Si es cierto que la evo-devo pone en juego otro ideal de orden natural, esos constreñimientos son las fuerzas llamadas a explicar los desvíos que de él se produzcan, y es por eso que para individualizar correctamente dicho ideal tenemos que tener una representación general del tipo de efecto que esas fuerzas producen. Lo que a ese respecto ha dicho Gerhard Schlosser (2007) me parece particularmente iluminador.

Según este autor, en cualquier dominio del que se trate, "los constreñimientos son invocados para explicar desviaciones de lo esperado. Más específicamente, los constreñimientos son condiciones que impiden que ocurra lo que de otro modo hubiera sido posible o que hacen más improbables lo que de otro modo hubiese sido muy probable" (Schlosser, 2007, p. 115); por eso, "el reconocimiento de constreñimientos exige que tengamos una idea de lo esperado, una teoría de lo posible" (Schlosser, 2007, p. 116). Identificar esa teoría de lo posible es, me parece a mí, una condición indispensable para individualizar ese ideal de orden natural que sirve de base a la biología evolucionaria del desarrollo. Sólo identificando ese telón de fondo de un universo de lo posible más amplio que el de lo ontogenéticamente permisible podremos entender sobre qué orden ideal se recortan los fenómenos explicados por la evo-devo. El problema está, entonces, en cómo identificar y delimitar ese horizonte más amplio de posibilidades sobre el que se recorta ese conjunto restringido de alternativas efectivas.

'Posible', dice el diccionario de Lalande (1947, p. 795), se predica de "aquello que satisface las condiciones generales impuestas a un orden dado de realidad o de normalidad". 'Posible' no es lo meramente imaginable. Un ser posible es aquel que cumple con ciertos prerrequisitos objetivos; y hablar de un plexo de formas orgánicas posibles, más amplio que el de las alternativas efectivas, supone que esas formas, aunque irrealizables, no son meramente imaginables. Ellas, aunque irrealizables o improbables en virtud de un segundo conjunto de exigencias más restrictivas, no por eso dejan de satisfacer un primer conjunto de exigencias, menos restrictivas, que tampoco son las de lo meramente concebible. Es

necesario, por eso, que podamos identificar cuál es la naturaleza de ese primer conjunto de requerimientos. Ahí estará la teoría de lo posible a la que se refería Schlosser; y ahí estará, escondido, el ideal de orden natural de la biología evolucionaria del desarrollo.

Dicho de otro modo, hablar de un morfoespacio más amplio que el de lo ontogenéticamente posible o permisible, supone la idea de un conjunto de formas que aunque no satisfagan esas exigencias de la ontogenia, satisfacen otras. Son esas otras exigencias más laxas las que debemos identificar para poder delimitar ese morfoespacio. Sin eso, insisto, no podremos entender el ideal de orden natural sobre el que se recortan los hechos que la biología evolucionaria del desarrollo pretende explicar. En las páginas que siguen, intentaré superar esa dificultad recurriendo a la contraposición entre la esfera, más ancha, de lo funcionalmente posible, y el dominio más restringido de lo ontogenéticamente aceptable. Ésta tal vez no sea una distinción real, pero es por lo menos una distinción de razón que parece subyacer en las bases de la evo-devo.

¿DE QUÉ MORFOESPACIO HABLAMOS?

Cuidémonos, en primer lugar, de incurrir en el error de pensar que ese descubrimiento de las limitaciones de lo posible al que quiere llevarnos la biología evolucionaria del desarrollo tenga como telón de fondo una supuesta presunción darwiniana de plenitud. Además del hecho de estar basada en un ideal de orden natural que niega esa plenitud (Caponi, 2004; Faria, 2007), la teoría de la selección natural nos enseña que, por lo general, y haciendo abstracción de los efectos limitados que pueda tener la deriva génica, las formas sólo se modifican y se diversifican si algo premia ese cambio. Para ella, las formas no suelen multiplicarse si no hay una buena razón para ello. Por otro lado, la teoría de la selección natural conlleva, en sí misma, predicciones restrictivas sobre el universo de formas que la evolución puede producir. La más obvia y célebre es aquella, según la cual, la selección natural no puede "modificar la estructura de una especie [...] para el bien de otra especie" (Darwin, 1859, p. 87).

Existe otra todavía más fundamental. La selección natural sólo puede producir modificaciones que incrementen, de un modo

directo o indirecto, como en el caso de la selección parental, el éxito reproductivo diferencial de sus portadores. Esto limita mucho la capacidad de ese mecanismo para descubrir soluciones a los diferentes problemas adaptativos que una población debe resolver. Una serie de cambios morfológicos o etológicos, cuyos diferentes eslabones no impliquen alguna ventaja para sus portadores, no puede ser producida por la selección natural, incluso cuando el resultado final pudiese parecer altamente ventajoso y adaptativo (Lorenz, 1986, p. 38). Las dificultades para explicar el origen evolutivo del altruismo biológico tienen que ver justamente con esa restricción [17].

Ahora bien, aunque el universo de las presiones selectivas a las que están sometidas las diversas formas de vida sea muy variado y heterogéneo, jamás podríamos decir que la selección natural se aproxima a una saturación del universo de formas que ella sería capaz de producir. Hay muchas herejías morfológicas que aún no han sido ensayadas, y que tal vez nunca lo sean, simplemente porque nunca se presentó, y tal vez nunca se presente, una oportunidad en donde sea ventajoso producirlas. Lejos de inclinarse a generar todas las formas posibles, la selección natural, avara, parsimoniosamente, se limita a producir aquellas que, en algún momento, presenten alguna conveniencia, y esta conveniencia debe ser detectable en términos de éxito reproductivo individual. Por eso sería ingenuo considerar las realizaciones de la selección natural como si fuesen un catálogo completo de las morfologías posibles, y no hay nada en la teoría de la selección natural que nos lleve a incurrir en esa ingenuidad.

Por fin, e independientemente del hecho de que esto no siempre sea recordado en las exposiciones y, quizá, en algunas aplicaciones de la teoría de la selección natural, es necesario apuntar que ésta no presupone, en sí misma, ninguna actitud ingenua al respecto de las exigencias físicas, fisiológicas y, eventualmente, ontogenéticas que limitan lo biológicamente posible. Partiendo de la base de que la selección natural es siempre una opción entre alternativas efectivamente existentes, y no entre alternativas potenciales, los darwinistas tendieron a desentenderse, tal vez por el error de considerar que se trataba de algo obvio, de los factores que limitaban la oferta de tales alternativas. Y lo obvio, como todos sabemos, siempre es un buen escondite para los grandes proble-

mas. Pero eso no significa que la teoría de la selección natural en sí misma suponga o precise suponer la inexistencia de dichos factores.

Decir que el darwinismo se basa en el supuesto de que "los organismos pueden tomar cualquier forma" (Goodwin, 1998a, p. 112) o que, según la teoría de la selección natural, "un número indefinido de formas es posible" (Webster, 1996, p. 103), es confundir la estructura conceptual intrínseca de esta teoría con el desconocimiento, o el descuido, que algunos darwinistas tuvieron con relación a ciertas temáticas que tal vez estaban demasiado lejos del foco de sus investigaciones y debates. Esa confusión en nada contribuye, claro, a la correcta comprensión de la relación existente entre la teoría de la selección natural y la biología evolucionaria del desarrollo. Las chicanas pueden ser útiles o contraproducentes en los tribunales, y hasta divertidas en las asambleas de estudiantes, pero siempre son pésimas e imperdonablemente tediosas en la ciencia y en la filosofía. Hay que evitarlas no menos que a los chistes sobre suegras.

Como el propio Goodwin (1998a, p. 112) lo reconoce, acusar al darwinismo de no percibir que existen límites físicos para lo biológicamente posible es improcedente. Lo que también vale para la relación entre lo evolutivamente posible y lo fisiológicamente posible. Por definición, la selección natural sólo puede trabajar a partir de aquello que, fisiológicamente hablando, se sostiene. No es que los organismos incapaces de cumplir con sus funciones fisiológicas más básicas salgan mal en la lucha por la existencia; ya están de antemano excluidos de esa lucha. Esto último se extiende, casi de inmediato, a lo ontogenéticamente posible. La selección natural sólo trabaja sobre aquello que le ofrecen los procesos ontogenéticos. Sobre esta oferta, lo hemos visto una y otra vez, ella hace sus opciones. Es justamente por eso que querer definir lo *ontogenéticamente posible* a partir de lo *darwinianamente posible* es invertir el orden del razonamiento y el orden de las cosas. Sería como querer definir lo físicamente posible a partir de lo biológicamente posible.

Lo darwinianamente accesible sólo puede ser un recorte de lo ontogenéticamente permisible. De todo aquello que los procesos ontogenéticos sean capaces de ofrecerle, la selección natural sólo podrá aceptar aquello que no acarree un déficit inmediato en

términos de éxito reproductivo diferencial. Por eso, si se quiere dar una definición general de ese morfoespacio más denso, más rico, que sirve como ideal de orden natural de la biología evolucionaria del desarrollo, no tenemos que preguntarle por él al darwinismo. Si se quiere caracterizar y delimitar significativamente, según criterios biológicos, ese universo de formas, esa "biblioteca de Mendel" (Dennett, 1995, p. 107) o ese "gigantesco museo de la imaginación zoológica" (Dawkins, 1996, p. 182), del cual lo ontogenéticamente posible sería un subconjunto particular, será necesario mirar en otra dirección. Y creo que la clave está en el enigma del vertebrado hexápodo al cual apeló Rudolf Raff (1996, p. 295) para explicar el concepto de constreñimiento. Ahora bien, para que esa imagen nos sirva, tendremos que usarla de una manera ligeramente distinta de aquella en la que la usó este autor.

RÉQUIEM POR EL CENTAURO

Raff, al igual que Wallace Arthur (2004a, p. 10) en *Biased Embryos and Evolution*, usó la imagen del vertebrado hexápodo en el contexto de un contraste, en realidad más engañoso que esclarecedor, entre aquello que podría llegar a ser darwinianamente ventajoso y aquello que resulta ontogenéticamente posible. Sin dar mayores argumentos ecológicos para su afirmación, Raff y Arthur sugieren, en efecto, que un vertebrado con seis patas podría tener muchas ventajas. Apuntan que la evolución nunca lo produjo y la explicación de esa imposibilidad estaría en que "ciertos constreñimientos ontogenéticos podrían tornar imposible que un embrión de vertebrado genere más de dos pares de miembros" (Raff, 1996, p. 295). Pues bien, ambos autores parecen incurrir en el equívoco de pensar lo ontogenéticamente posible como si fuese una subclase del difícilmente delimitable espacio de lo darwinianamente esperable (Martínez, 2009, p. 162).

A pesar del uso indebido que de ella hicieron sus mentores, la imagen del vertebrado hexápodo puede ser provechosa. Resulta útil por una razón muy simple: independientemente de considerarla o no como darwinianamente ventajosa, esa morfología nos parece funcional o fisiológicamente viable. Nos parece funcional o fisiológicamente posible y esto nos pone ante un contraste, a mi entender muy esclarecedor: aquel que puede establecerse entre

lo funcionalmente posible y lo ontogenéticamente generable. Lo que aquí entra en juego es, para decirlo de otro modo, no un contraste entre un modo darwiniano y un modo estructuralista de pensar (Gould, 2002, p. 251 y ss.), sino un contraste entre un modo cuvieriano, meramente fisiológico, de pensar y un modo embriológico de hacerlo (Caponi, 2008a, p. 90 y ss.). Un modo de pensar que asume que las exigencias organizacionales de la ontogenia son más estrictas que aquellas que impone el mero funcionamiento de una estructura ya conformada.

Un vertebrado de seis miembros, como los que tiene el centauro, sería ontogenéticamente inviable. Hasta donde se sabe, un embrión de tetrápodo, que no sea la monstruosa mezcla de dos embriones mal diferenciados, no podría generar o tolerar las modificaciones que llevarían al desarrollo del primordio de tercer par de miembros. Por eso el centauro estaría de antemano excluido de la región del morfoespacio efectivamente ocupable por la evolución. Su réquiem biológico estaría cifrado en las exigencias organizacionales que rigen la ontogenia de los vertebrados. Sin embargo, por lo menos en la medida en que podemos establecer una distinción de razón entre la ontogenia y el funcionamiento del organismo constituido, todo parece indicar que un ser con esas características sería fisiológicamente posible. Un vertebrado exápodo, aparentemente, podría cumplir sus funciones básicas y gozar de una mínima viabilidad ecológica, aunque sea en medios muy restrictos. Él no sería una quimera fisiológicamente impensable como sí lo es un vertebrado con ruedas (Gould, 1984, p. 179 y ss.).

Si este ejemplo nos parece demasiado dudoso y conjetural, podemos ilustrar la distinción entre lo funcional y lo ontogenéticamente posible con base en fenómenos más conocidos y habituales. Hay quimeras desenvolvimientales menos bizarras que los vertebrados hexápodos, tengan o no extremidades anteriores análogas a nuestros brazos. Los transplantes heterotópicos y los alotransplantes permiten producir morfologías funcionales, tales como un hombre con dos corazones, o con un páncreas en el cuello, o con un hígado de cerdo, que Vesalio habría considerado tan descabelladas como la morfología del centauro.

Esas morfologías bizarras difícilmente serían generadas por una reprogramación ontogenética, y algo semejante podría tal

vez decirse de muchas mutilaciones y amputaciones que los heridos de guerra deben sobrellevar. Éstas generan morfologías que, en general, rompen con las simetrías y las regularidades a las que se ajustan, incluso, los procesos teratológicos. Aun así, los individuos que las padecen consiguen cumplir con bastante más que sus funciones fisiológicas fundamentales. Los organismos adultos parecen gozar de una modularidad que permite que en ellos se produzcan modificaciones puntuales —agregados, sustracciones o transposiciones que un proceso de desarrollo normal nunca produciría (Lorenz, 1993, p. 207). Que por lo menos no produciría sin también alterar otras estructuras que, en el caso de los transplantados y mutilados, permanecen iguales.

A estos ejemplos se podrían agregar los de las quimeras producidas por el injerto de dos embriones de especies distintas como cabra y oveja. En estos casos, es cierto, hay un proceso de desarrollo que continúa a partir de ese injerto. Éste, podríamos decir, produce una reprogramación viable de la ontogenia. Pero lo hace a partir de un punto, el propio injerto, que ninguna reprogramación ontogenética podría producir. Ese injerto es, por eso, un estado funcionalmente viable, aunque ontogenéticamente inaccesible, lo que no constituye ninguna rareza. Es sólo un ejemplo más extremo de lo que ocurriría con un recién nacido al cual se le transplantase un segundo corazón. Su desarrollo continuaría a partir de un estado inicial que resulta, él mismo, ontogenéticamente inaccesible. En un embrión tetrápodo, el simple primordio de un genuino segundo corazón puede ser tan ontogenéticamente inaccesible como el primordio de un genuino tercer par de miembros.

El espacio de lo funcionalmente posible, que Cuvier pretendía determinar a partir de las leyes de la correlación de los órganos, es en efecto más restringido que el espacio de lo físicamente posible. Incluso restringido por sus propios constreñimientos, que podríamos calificar de funcionales (Schlosser, 2007, p. 123; Wouters, 2007, p. 78), ese espacio resulta más amplio y rico que el de lo ontogenéticamente accesible. En el espacio de lo funcionalmente viable hay, en efecto, algunas formas y algunas combinaciones de órganos que ningún proceso o reprogramación ontogenética podría generar. Por consiguiente, aun cuando algunas de esas combinaciones puedan parecernos adaptativamente ventajosas

en algunos linajes, la selección natural jamás nos sacaría de la duda sobre si realmente lo son, porque nunca se ofrecerían a su severo e insidioso escrutinio.

Puede decirse, en síntesis, que el espacio de las morfologías funcionalmente posibles es más denso, más rico, que el espacio de las morfologías ontogenéticamente generables o aceptables. Dado cualquier linaje de seres vivos, el conjunto de modificaciones que los organismos de ese linaje podrían tolerar en cualquier etapa de su desarrollo es mayor que el conjunto de modificaciones que les son ontogenéticamente accesibles, y mayor que el conjunto de modificaciones que, en caso de ser alcanzadas, permitirían que esa ontogénesis continuase y llegase a buen término. Es decir, dado el conjunto de las reprogramaciones viables de la secuencia de etapas ontogenéticas A→B→C de un organismo X, habrá siempre dos conjuntos de estados modificados de B y C que serían funcionalmente viables pero inaccesibles desde A o desde B, y habrá también un conjunto de estados modificados de B que, aun siendo funcionalmente viables y accesibles desde A, no darían lugar a ninguna etapa subsiguiente de la ontogénesis.

El espacio de lo funcionalmente posible puede pensarse como un conjunto de posiciones que representan todas las conformaciones orgánicas fisiológicamente viables. Algunas de esas posiciones, empero, resultan absolutamente inaccesibles para cualquier proceso natural de desarrollo. Las otras, mientras tanto, sólo son accesibles, con mayor o menor facilidad, desde algunas posiciones particulares de ese mismo espacio, y dentro de este segundo conjunto puede distinguirse otro que estaría compuesto por aquellas posiciones que, en caso de ser alcanzadas, impedirían el pasaje a cualquier otra posición. Se trataría de estados letales o finales para el sistema en desenvolvimiento. Se puede imaginar así una suerte de mapa que marcaría las posibles trayectorias ontogenéticas que se pueden recorrer a partir de una posición determinada dentro de ese espacio. Algunas de esas trayectorias, claro, serían más fáciles o probables que otras y algunas resultarían más difíciles.

El estudio de lo que permite, obstruye y empuja cualquier trayectoria entre una serie de posiciones particulares contiguas dentro de ese morfoespacio, será objeto y asunto de la biología del desarollo *tout court* (Arthur, 1997, p. 247). Ella estudiará esas

trayectorias que ocurren en el transcurso de una única ontogenia individual. La reconstrucción del mapa general de ese morfoespacio, y el estudio de esas trayectorias dentro de él que suponen una secuencia generacional, será *el tema* de la biología evolucionaria del desarrollo. La primera nos explicará cómo la ontogenia recorre el trayecto entre dos o más fases diferentes y funcionalmente viables del desarrollo tales como los dos momentos consecutivos en la metamorfosis de una rana. La segunda mostrará cómo es que los linajes, y no ya los organismos, se desplazan dentro de ese morfoespacio.

La biología evolucionaria del desarrollo no sólo será la encargada de reconstruir la secuencia y la naturaleza de las reprogramaciones de la ontogenia que, partiendo de la morfología de un lagarto permitieron llegar hasta la morfología de un mamífero, sino que además ella podrá asumir el desafío de mostrar cómo, dada una cierta posición límite dentro de la morfología reptilínea, era más fácil derivar hacia la morfología del protomamífero que hacia alguna otra. Análogamente a una ontogenia particular que recorre un determinado paisaje epigenético, la evolución parece estar condenada y compelida a marchar por ciertos senderos. Estos son senderos que pueden bifurcarse y llevarnos hacia atractores [18], muy diferentes de aquellos que guiaban la trayectoria inicial, y el estudio de esas bifurcaciones, o de esos cambios de atractores, es también asunto de la biología evolucionaria del desarrollo (Arthur, 1997, p. 247).

Dada una forma orgánica cualquiera, dada una posición cualquiera en el morfoespacio, el mapa construido por la biología evolucionaria del desarrollo no sólo pretende brindarnos un conocimiento de cuáles serían las sendas de su posible evolución, sino que quiere permitirnos saber cuáles de ellas son las más probables. Será el conocimiento de ambos aspectos del sesgo ontogenético así generado lo que permitirá explicar la ocupación irregular, tendenciosa podríamos decir, del espacio de lo funcionalmente viable que se producirá a partir de la evolución de esa forma inicial.

Aquí se impone una aclaración fundamental. La ocupación del espacio de lo funcionalmente posible será siempre parcial, con independencia de cualquier sesgo o restricción derivada de las exigencias organizacionales impuestas por la ontogenia. Como ya

lo vimos, hay, en primer lugar, morfologías que nunca podrían ser producidas por la selección natural, y hay otras que sólo podrían producirse en circunstancias que, por razones históricas, no se dieron y que tal vez nunca se den. Circunstancias que podrían, o no, ocurrir en el futuro o que podrían haber ocurrido en el pasado si las contingencias de la historia de la vida hubiesen sido otras. Hubo un tiempo en que esa provincia del morfoespacio que hoy ocupan los cetáceos estaba vacía, y hubiese sido un error suponer que era una región prohibida o inaccesible debido a restricciones ontogenéticas.

EL ENIGMA DE LAS FORMAS QUE SE ARRACIMAN

Sería equivocarnos suponer que cualquier laguna del morfoespacio constituye un caso o un asunto para la biología evolucionaria del desarrollo. Como lo dije en el inicio del capítulo, lo que llama a movilizar al sesgo ontogenético, en tanto que recurso explicativo, es la ocupación irregular de dicho morfoespacio, que es lo mismo que decir que la ocupación regular y homogéneamente distribuida de ese morfoespacio constituye el ideal de orden natural que aquí pretendo identificar. Lo que en la biología evolucionaria del desarrollo se busca explicar no es el hecho de que algunas morfologías funcionalmente posibles nunca hayan sido producidas por la evolución. Lo que requiere explicación es el hecho de que las morfologías que efectivamente se producen tiendan a concentrarse en ciertas regiones particulares del morfoespacio de lo funcionalmente posible, dejando otras regiones contiguas siempre inexploradas. Es a eso que se refería Stephen Jay Gould (2002, p. 347) cuando, con claridad inusual, escribía:

> La no homogeneidad del morfoespacio parece tan obviamente intrínseca a la naturaleza (los leones cerca de los tigres, con un gran salto que separa a todos los gatos de los perros y los lobos), que raramente consideramos los problemas que eso plantea. Una vez que la evolución deviene paradigmática, la herencia y la filiación se erigen en la razón más obvia para ordenar las semejanzas reflejadas en nuestras jerarquías taxonómicas. Pero la simple filiación no resuelve todos los problemas suscitados por esos agrupamientos discretos que se dan en el espacio fenotípico; todavía nos queda preguntarnos por qué algunas formas *atraen* esas concentraciones de

> diversidad, y por qué existen esos grandes espacios vacíos en algunas regiones, concebibles y no obviamente disfuncionales, del morfoespacio potencial.

Si ese morfoespacio estuviese regular u homogéneamente ocupado, sea por los seres actuales, sea por los extintos, no habría nada de particular a ser explicado por la biología evolucionaria del desarrollo. Ahí estaríamos, definitivamente, ante el estado de fuerza cero de esa teoría que los cultores de la evo-devo están articulando. De este modo, en la medida en que ese morfoespacio se encuentre irregularmente ocupado, con zonas densamente pobladas separadas entre sí por grandes intervalos vacíos y siempre inexplorados, entonces habrá que invocar a los constreñimientos ontogenéticos como las causas de ese desvío del orden natural. Esto es algo que la teoría de la selección natural nunca podría hacer. Ella sólo puede, sólo pretende, explicar por qué dadas dos o más formas alternativas de un carácter, dadas dos o más morfologías efectivas, una de ellas, en cierto contexto específico, fue retenida en detrimento de las otras (Arthur, 2001, p. 274). Si lo que se trata es de explicar no ya la retención de una alternativa, sino la ausencia o la insistencia de algunas de ellas, entonces la teoría de la selección natural no tiene nada para hacer, y ahí es donde empieza la tarea de la biología evolucionaria del desarrollo (Schlosser, 2007, p. 114).

Creo que se puede decir algo más. Explicar la ocupación sesgada o irregular del morfoespacio es explicar lo que Gould describe como una suerte de concentración de formas en diferentes regiones de dicho espacio, y esas regiones densamente pobladas también pueden ser descritas como regiones de semejanzas. Las formas que a ellas adscribimos comparten ciertas regularidades o constancias morfológicas. Por eso, decir que en evo-devo se pretende explicar los sesgos, las irregularidades en la ocupación del morfoespacio es lo mismo que confirmar que lo que en ella importa es la unidad de tipo. Explicar por qué ciertas zonas del morfoespacio son más densas que otras es explicar por qué las formas que las ocupan no pueden dejar de compartir ciertos caracteres homólogos más o menos evidentes.

Por eso no se equivocan aquellos que afirman que mientras la teoría de la selección natural se centra en la explicación de las

diferencias por referencia a las condiciones de existencia, la nueva teoría que está siendo articulada en la biología evolucionaria del desarrollo se centra en la explicación de la unidad de tipo. Ese interés por la unidad de tipo, al que me referí más arriba, es en realidad una manifestación parcial de ese interés por la ocupación sesgada del morfoespacio que sostengo como el foco fundacional de la evo-devo. Ocupación sesgada que, insisto, sólo puede ser pensada como problemática en la medida en que ya se ha asumido el ideal de orden natural de una ocupación regular, homogénea y equilibrada de ese morfoespacio integrado por el conjunto de las configuraciones orgánicas funcionalmente posibles.

Tampoco es erróneo decir que lo que define las búsquedas de la evo-devo es algo así como la explicación de imposibilidades morfológicas. El morfoespacio de lo funcionalmente posible se ocupa irregularmente, justo porque algunas de sus regiones son ontogenéticamente inaccesibles. Tanto la preocupación por la unidad de tipo como la preocupación por las morfologías imposibles, que en ambos casos apunté más arriba como centrales para la evo-devo, aparecen así como manifestaciones de la sujeción a ese ideal de orden natural cuya formulación más precisa y fundamental es la ocupación regular, no sesgada, del morfoespacio. Es por asumir ese ideal, distinto de aquel presupuesto por la teoría de la selección natural, que la biología evolucionaria del desarrollo puede plantearse preguntas que esa teoría no permite siquiera formular.

La evo-devo, podemos entonces decir, busca explicar fenómenos evolutivos invisibles para el darwinismo clásico, y lo hace apelando a una fuerza, el sesgo ontogenético, que es de naturaleza totalmente distinta a las fuerzas previstas en la arquitectura de la nueva síntesis. Al introducir esa innovación, lejos de denunciar una insuficiencia interna a la teoría de la selección natural —es decir, una incapacidad de ésta para cumplir con sus propios objetivos explicativos— la biología evolucionaria del desarrollo sólo viene a completar el arco de la biología evolucionaria, poniendo a su alcance temas y problemas que antes le eran ajenos.

Puede decirse que, sin implicar una rectificación de la teoría de la selección natural, estos nuevos desarrollos teóricos llevan hacia la edificación de una nueva teoría, un segundo pilar, cuyas aplicaciones podrán, y deberán, complementarse con los resultados

de la teoría de la selección natural. Lejos de poner en entredicho lo expresado por esta última, la evo-devo, aquí lo intenté mostrar, amplía el espacio de lo que es dable decir en la biología evolucionaria. Su novedad, por eso, es mucho más radical y mucho más ambiciosa que aquella que podría estar implicada en una mera rectificación de la nueva síntesis.

III.
ORGANISMOS Y LINAJES

LA BIOLOGÍA EVOLUCIONARIA DEL DESAROLLO COMO CIENCIA HISTÓRICA DE CAUSAS REMOTAS

> La tarea de la disertación filosófica consiste simplemente en distinguir, aunque es privilegio del filósofo el mantenerse constantemente informado de que la distinción no es división.
>
> Samuel Coleridge.

Haciéndose eco de una propuesta de Gilbert, Opitz y Raff (1996), en algunos pasajes de su ya muchas veces aquí citada *The Changing Role of the Embryo in Evolutionary Thought*, Ron Amundson (2005) sugirió que la comprensión epistemológica de la biología evolucionaria del desarrollo podría llegar a exigirnos una revisión, tal vez un ablandamiento o una ampliación, de la tajante distinción entre causas próximas y causas remotas de los fenómenos biológicos que Ernst Mayr recuperó en 1961 [1], transformándola en una referencia ineludible para la filosofía de la biología (Beatty, 1994; Caponi, 2000b). Según Amundson, el estudio sobre cómo el desarrollo puede incidir en la senda y la secuencia de los cambios evolutivos no parece encajar del todo bien en la dicotomía entre biología funcional y biología evolucionaria. Esto, nos quiere invitar a pensar, podría estar indicando que la distinción entre esos dos órdenes causales, sobre la que se apoya la dicotomía disciplinar, tal vez no sea tan clara y estricta como Mayr pretendía (Martínez, 2009, p. 154-5), cosa que también han considerado los autores de un artículo de revisión publicado en *Science* (Laland, et al. 2011, pp. 1513-4).

La ontogenia es, en efecto, un fenómeno organísmico y eso, según la categorización de Mayr (1998, p. 169 y ss.), coloca su estudio del lado de la biología funcional (Amundson, 2005, p. 212). Aun así, si reconocemos, como aquí se ha hecho, que los fenómenos ontogenéticos pueden permitirnos explicar una parte impor-

tante de los fenómenos evolutivos, si reconocemos que son definitivamente relevantes para la biología evolucionaria, esto parece poner a los factores ontogenéticos en algo así como un punto intermediario entre los factores próximos y los factores remotos (Amundson, 2005, p. 204). Siguiendo esa línea de razonamiento, se podría llegar a pensar que la biología del desarrollo sería una disciplina capaz de mediar entre la biología funcional y la biología evolucionaria [2]. La biología del desarrollo sería "el estudio de los cambios en la biología funcional", y la biología evolucionaria sería "el estudio de los cambios en los procesos de desarrollo" (Amundson, 2005, p. 225).

Por mi parte, descreo que ese punto intermediario exista, y entiendo que lo que aquí está realmente en juego no es el lugar de la biología del desarrollo, sino una caracterización y delimitación epistemológicamente correcta de la biología evolucionaria del desarollo. Desde ahí, en este capítulo argumentaré que, aunque la dicotomía de Mayr deba ser mejor formulada (Folguera, 2011, p. 328), tanto ésta como la distinción entre biología funcional y biología evolucionaria ameritan ser preservadas, incluso para entender en qué sentido el desarrollo puede ser relevante para el estudio de la evolución. Sostendré que la dificultad no está en la distinción entre dos órdenes causales y entre dos órdenes disciplinares, sino en la caracterización un poco imprecisa que Mayr hace del concepto de causa remota. Casi identificándolo con el de factor ecológico, Mayr nos propone una idea de ese concepto que, además de hacernos perder de vista la diferencia entre indagaciones ecológicas e indagaciones evolucionarias, también nos dificulta la comprensión de cómo factores distintos a la lucha por la existencia, tales como los constreñimientos ontogenéticos, pueden llegar a ser considerados factores evolutivos.

Me apuro a aclarar que esa posible imprecisión de Mayr era casi inevitable. Al tener como marco de referencia al darwinismo neosintético, su análisis asumió a la selección natural como paradigma de toda causalidad evolutiva, y esto lo condujo a prácticamente superponer el concepto de causa remota con el de presión selectiva. Por otra parte, y debido al hecho de que su objetivo era distinguir los campos de la biología evolucionaria y de la biología funcional en el sentido más limitado del término, Mayr descuidó el necesario deslinde entre, por un lado, factores y fenómenos

puramente ecológicos y, por el otro, factores y fenómenos verdaderamente evolutivos. Mayr (1998, p. 137 y ss.) quería defender los derechos de una biología de naturalistas, diferente de la siempre prepotente e hiperfinanciada biología de los laboratorios, y por eso no se preocupó mucho en demarcar los campos de la ecología y de la biología evolucionaria, dominios que serían los propios del naturalista.

Hoy, en cambio, cuando la emergencia de la evo-devo nos recoloca ante la relevancia evolutiva de los factores ontogenéticos, esa superposición entre lo ecológico y lo evolutivo, y esa identificación entre los conceptos de causa remota y presión selectiva, se muestran como un obstáculo para comprender de qué modo, y en qué sentido, las exigencias organizacionales de la ontogenia pueden jugar el papel de factores evolutivos. Por eso, sin pretender abandonar o impugnar la distinción de Mayr, en este tercer capítulo intentaré precisarla y en cierto modo ampliarla para mostrar cómo es que el estudio del desarrollo puede y debe interesarle al biólogo evolucionario en la misma medida en que siempre le interesaron los factores relativos a la lucha por la existencia.

Partiendo de la premisa de que una causa próxima es aquella cuyos efectos pueden ser registrados en los estados y procesos que ocurren en un organismo individual, sostendré que lo que define a una causa remota es el hecho de que sus efectos sólo puedan ser registrados en la evolución de linajes y no simplemente en estados poblacionales. Esto no pretende ir en contra de lo dicho por Mayr, sino únicamente generalizarlo sin limitarlo con esa superposición entre causa remota y presión selectiva a la que ya aludí. Además, nos permitirá entender en qué sentido los constreñimientos ontogenéticos deben ser comprendidos como causas remotas de los fenómenos evolutivos, así como poner en evidencia el carácter eminentemente histórico de la biología evolucionaria del desarrollo, que Wallace Arthur (2004a, p. 159) menoscabó en las últimas páginas de *Biased Embryos and Evolution*. Antes de esto último, y siguiendo la misma línea de argumentación, también intentaré mostrar que aunque la acción de dichos constreñimientos ontogenéticos pueda verificarse más allá de los límites de una población o especie particular, eso no implica, como Amundson pre-

tende (2005, p. 232), que estemos asistiendo a un retorno del pensamiento tipológico en biología evolucionaria.

CAUSAS PRÓXIMAS Y CAUSAS REMOTAS

Atendiendo, sólo parcialmente, a la revisión crítica de las tesis de Mayr realizada por André Ariew (2003), se puede presentar a la biología funcional y a la biología evolucionaria del siguiente modo. La primera sería aquella biología ocupada en el estudio de las causas próximas que, actuando a nivel del organismo individual, nos explican cómo los fenómenos vitales se encadenan e integran en la constitución (desarrollo) y el funcionamiento (fisiología) de esas estructuras. La segunda sería esa otra biología que se ocuparía de indagar las causas remotas que, actuando al nivel de las poblaciones, nos explicarían por qué los diferentes linajes de seres vivos presentan los caracteres que efectivamente ahora presentan o alguna vez presentaron [3]. Queda claro que la biología funcional incluye tanto a la fisiología como a la biología del desarrollo (Mayr, 1998, p. 133; Ariew, 2003, p. 554), y que el concepto de causa remota puede abarcar todos los factores de cambio evolutivo previstos por la versión neosintética de la teoría de la selección natural: deriva genética; mutación; migración; selección sexual, y la propia selección natural [4].

Esto último, es cierto, ya implica ir un poco más allá del concepto de causa remota tal cual es presentado por Mayr, quien, como observa Ariew (2003, p. 557), parece considerarlo como un equivalente de selección natural (Mayr, 1961, p. 1502). Contrariando a Ariew y coincidiendo con Rosenberg (2006, p. 16), no creo que esa ampliación nos obligue a dejar de hablar de causas últimas o remotas y comenzar a hablar de explicaciones evolutivas. En todo caso, podría simplemente optarse por la expresión "causas evolutivas", aunque no creo que se gane mucho con ese cambio terminológico. Éste puede dar la idea de que se está concediendo algo significativo a los detractores de la distinción. Me parece mejor ser sólo un poco más cuidadosos en la delimitación de los conceptos y, en una primera pero no del todo correcta aproximación a la cuestión, simplemente decir que las causas próximas definen y explican los estados de organismos, mientras que las

causas remotas o evolutivas definen y explican los estados y los cambios de poblaciones.

A diferencia de un fenómeno que desencadena una reacción fisiológica o que perturba o impulsa un proceso ontogenético, los efectos de una presión selectiva ni ocurren ni pueden ser registrados en las estructuras y estados de un organismo. Una presión selectiva actúa siempre sobre generaciones sucesivas de una misma población, y siempre se traduce en una diferencia en la eficacia biológica de dos formas alternativas de un carácter al interior de dicha población. Por eso, tanto la presión selectiva como los efectos por ella producidos nunca podrán ser observados ni medidos considerando un único organismo y su descendencia, y lo mismo ocurre con esas otras fuerzas del cambio evolutivo que son la migración, el aislamiento geográfico y la deriva genética. Hablar de una modificación en la proporción de dos alelos supone, desde el inicio, hablar de estados poblacionales que pueden ser alterados y, en este sentido, hasta la mutación, cuando es considerada como uno de los factores capaces de desestabilizar el equilibrio de Hardy-Weinberg, deja de ser pensada como un fenómeno organísmico, y se registran entonces como un fenómeno o una variable específicamente poblacional.

La selección natural, como lo apuntaron Elliott Sober (1984, p. 150) y Richard Lewontin (2000, p. 8), y como lo veremos con más detalle en el próximo capítulo, es una teoría de carácter variacional. Una teoría bajo cuya perspectiva los fenómenos evolutivos pueden y deben ser explicados en un nivel irreductiblemente poblacional, sin que sea posible, y tampoco necesario, considerarlos como el resultado de una acumulación de fenómenos organísmicos explicables en términos de causas próximas (Walsh, 2007, p. 181). Como muy bien lo explicó ya hace tiempo François Jacob (1973, pp. 186-7):

> Lo que con Darwin transforma radicalmente la actitud hacia el mundo viviente es la manera de considerar, no ya los individuos sino amplias poblaciones. Hasta este momento, lo que se examinaban eran las variaciones a las que estaba sujeto un organismo particular para vislumbrar el tipo de transformaciones que eventualmente podría sufrir. Con Darwin, los avatares y desventuras que pueden afectar a un individuo o a otro, pierden interés. Es sin duda imposible

> reconstruir la historia de cada animal que ha vivido sobre la tierra, pero aunque se pudiese reconstruir el destino individual de cada uno de los seres del pasado, no se llegaría tampoco a deducir de ello las leyes de la evolución y la variación. El objeto de transformación no es el organismo, sino el conjunto de organismos similares que viven y se suceden en el tiempo.

Con todo, lo apunté un poco más arriba, la oposición organísmico-poblacional sólo puede servir como una primera aproximación a la distinción próximo-remoto. Ésta nos coloca en la dirección correcta pero no nos lleva donde realmente tenemos que llegar, y esa insuficiencia tiene que ver con la ambigüedad de las expresiones 'poblacional' y 'población' (Ghiselin 1997, p. 86 y p. 95). Por lo general, para el biólogo evolucionario el término 'población' designa un linaje dentro de una especie, un linaje dentro del cual también pueden distinguirse sublinajes, mientras que para el ecólogo *tout court*, y no para el ecólogo evolucionario, ese término siempre designa al componente de una comunidad ecológica. Designa un subsistema dentro de un ecosistema (Eldredge, 1985, p. 165; 1995, p. 179). Es el uso evolutivo del término 'población' el que debemos tener en cuenta para entender en qué sentido los efectos de una causa remota se verifican en el plano poblacional. Se verifican en ese plano sólo en la medida en que consideramos a las poblaciones en tanto que linajes y no sólo como un conjunto de organismos integrados a una comunidad ecológica (Caponi, 2011b, p. 96 y ss.).

Aunque sea cierto que para la teoría de la selección natural los fenómenos evolutivos son siempre, y en principio, fenómenos poblacionales, eso no implica que todo fenómeno poblacional sea, *ipso facto*, un fenómeno evolutivo. Eso tampoco implica que cualquier variable cuyos cambios de estados tengan efectos en el plano poblacional sea, de por sí, un factor evolutivo o una causa remota. Esto queda muy claro en la distinción que Robert Brandon (1990; 1992) trazó entre los conceptos de ambiente externo, ambiente ecológico y ambiente selectivo. Creo que volver sobre dicho análisis podría sernos muy útil aquí. Una vez más, la comprensión epistemológica precisa de la teoría de la selección natural será un prerrequisito para una mejor comprensión epistemológica de la biología evolucionaria del desarrollo.

PRECISIÓN Y AMPLIACIÓN DEL CONCEPTO DE *CAUSA REMOTA*

En el estudio biológico de poblaciones, nos dice Brandon (1992, p. 81), "hay por lo menos tres modos claramente diferentes de medir factores ambientales", y cada uno de ellos supone un concepto diferente de ambiente (Brandon, 1990, pp. 47-50). Si estamos interesados en la población de alguna especie de hierba que crece en una pradera, podríamos comenzar nuestro estudio de ese ambiente midiendo la concentración de algún elemento químico, digamos arsénico, en varias partes del terreno. Aunque de ese modo ciertamente obtendremos información sobre el ambiente externo de dicha hierba, puede darse el caso que la mayor o menor concentración de arsénico no tenga efectos sobre la distribución, la densidad y el crecimiento de la misma. Es decir, no cualquier variable ambiental es, de por sí, ecológicamente relevante, y si quisiésemos salir de la duda sobre si eso ocurre o no en nuestro ejemplo, deberíamos analizar si existe o no alguna correlación entre las diferentes concentraciones de dicho elemento en distintas partes del terreno y la distribución, la densidad y el crecimiento de la hierba en esos mismos sectores.

Si ese fuese el caso, si la hierba sólo nace en donde la concentración de arsénico no excede cierto nivel, y si en dichos sectores, el crecimiento y la densidad de la misma decrecen conforme el nivel de arsénico aumenta, entonces, *Stuart Mill mediante*, podremos estar seguros de haber encontrado una variable significativa del ambiente ecológico de nuestra planta. Lo que aquí interesa señalar es que eso no significa que hayamos individualizado una presión selectiva actuante sobre la población en estudio. Eso no significa que hayamos individualizado una variable del ambiente selectivo de nuestra hierba (Brandon, 1990, p. 49; 1992, p. 83). Para que eso ocurra deberíamos mostrar que en la población que estamos estudiando existe cierta variabilidad genotípica que se traduce fenotípicamente en diferentes grados de tolerancia al arsénico (Brandon, 1990, p. 172). Esto haría que las variantes más resistentes tiendan a tener mayor éxito reproductivo que las menos resistentes, circunstancia que nos llevaría a considerar al arsénico como una variable evolutiva que estaría controlando la composición genética de la población, sea modificándola, sea preservando una determinada proporción entre las variantes en competencia.

Si no fuese así, si todas las variantes de hierba fuesen igualmente sensibles al arsénico, aunque no a otras variables ecológicas, no podríamos decir que la presencia de ese veneno constituya una presión selectiva para la población en estudio. Esto puede ser generalizado; para la existencia de una presión selectiva, como para el tango, siempre son necesarios dos elementos. Por un lado, se requiere el factor ambiental, que puede ser una amenaza o una oportunidad para los seres vivos involucrados y, por otro, se hace necesaria la existencia de variantes hereditarias que propician respuestas mejores o peores a esa amenaza, o un aprovechamiento mayor o menor de esa oportunidad. Las variables ecológicas, por sí solas, no configuran presiones selectivas. Un veneno que mate indiscriminadamente, o un recurso del que todos se puedan valer por igual, constituyen variables importantes del ambiente ecológico de una población. A pesar de eso, éstos no definen el ambiente selectivo que orienta la evolución del linaje al que esa población pertenece (Caponi, 2010b, p. 95).

Por eso digo que incluso si establecemos que la presencia de arsénico incide en la distribución y en la densidad de la población de las hierbas de nuestro ejemplo, no por eso habríamos individualizado una causa remota relevante para explicar los fenómenos evolutivos ocurridos en dicha población. Aunque la distribución, la densidad y el crecimiento desigual de los individuos de una población son fenómenos poblacionales, ecológicamente explicables por factores ambientales, como los diferentes grados de concentración de una determinada sustancia en el ambiente, eso, por sí solo, no transforma a dichos fenómenos poblacionales en fenómenos evolutivos. Tampoco transforma a esas variables ecológicas en factores evolutivos. Para que esto sea así es necesario que esos factores puedan producir diferencias de éxito reproductivo entre las variantes presentes en dicha población. Sólo así los factores ecológicos devendrán genuinas causas remotas (Brewer, 1994, p. 30).

Esto último, dicho sea de paso, también sirve para comprender mejor la importancia evolutiva del sesgo ontogenético. Si las presiones selectivas suponen una oferta de variantes, entonces la determinación de esa oferta por parte de los factores ontogenéticos también interviene en la definición de dichas presiones. Los constreñimientos ontogenéticos también condicionan, y de algún

modo predefinen, el universo de las presiones selectivas posibles a las que un linaje de seres vivos podrá quedar sometido en un momento de su historia evolutiva. Esta cuestión, a la que ya aludí en el capítulo anterior, ahora puede ser dejada de lado.

Lo que aquí más debe importarnos es puntualizar que, en sentido estricto, el fenómeno evolutivo sólo se verifica cuando, al dejar de considerar a una población como un simple conjunto de organismos que explota y padece cierto ambiente que condiciona su crecimiento, su distribución y su densidad, pasamos a pensarla como un linaje cuya composición se va alterando o preservando a lo largo de una secuencia de generaciones. Así, aunque no haya nada errado en decir que para la teoría de la selección natural son las poblaciones y no los organismos las que evolucionan, esa misma idea puede ser mejor expresada diciendo que los que evolucionan son los linajes [5]. Para ser más exactos, en lugar de definir una causa remota como aquella cuyo efecto sólo se refleja en el plano poblacional, deberíamos definirla como aquella cuyo efecto sólo se refleja en el devenir de un linaje. Esta precisión, lejos de restringir el concepto de causa remota, lo que hace es ampliarlo.

Del mismo modo en que una población y una especie pueden ser consideradas como linajes sujetos a evolución, también pueden ser consideradas unidades taxonómicas de orden superior. '*Panthera leo*' es el nombre propio de cierto linaje, así como lo es 'Mammalia'; hasta donde sabemos, esa palabra designa un grupo monofilético, un linaje particular, cuyas diferentes ramificaciones comparten un ancestro común exclusivo (Le Guyader, 2003, p. 120). De acuerdo con la definición que aquí estoy proponiendo de causa remota, cualquier factor que pueda condicionar o afectar de algún modo la evolución de ese linaje como un todo podría ser considerado como perteneciente al dominio de las causas remotas.

Esas precisiones amplificadoras del concepto de causa remota estarían incompletas si no hacemos algunas otras consideraciones sobre la relación existente entre factores ecológicos y factores evolutivos. Se trata de algunos matices que Mayr no tuvo en cuenta a la hora de explicar su concepto de causa remota. Matices cuya omisión puede contribuir a una cierta superposición entre un análisis de la función ecológica, o papel biológico, de un rasgo y lo que cabría caracterizar como una verdadera explicación evo-

lutiva del estado de carácter exhibido por dicho rasgo (Bock y Wahlert, 1998, p. 131; Caponi, 2010c, p. 58).

AQUELLA VIEJA CURRUCA DE MAYR

Mayr (1961, pp. 1502-3), recordémoslo, distingue cuatro respuestas diferentes, complementarias y no mutuamente excluyentes, que pueden darse a la pregunta "¿por qué la curruca [*Sylvia atricepilla*] que estaba en mi casa de verano en New Hampshire, comenzó su migración hacia el sur en la noche del 25 de agosto?" Una respuesta aludirá a una causa ecológica, otra a una causa genética, y las dos restantes se referirán a causas fisiológicas, intrínsecas en un caso y extrínsecas en el otro. Mientras estas dos últimas serían ejemplos de explicaciones por causas próximas, las dos primeras serían ejemplos de explicaciones por causas remotas. En su presentación de la llamada 'causa ecológica' del comportamiento en cuestión es donde, me parece, Mayr propicia, o pone en evidencia, una identificación incorrecta entre factores ecológicos y factores evolutivos.

Como causas fisiológicas, próximas, del comportamiento migratorio de aquella curruca, Mayr apunta, por un lado, un factor interno vinculado a la disminución de la cantidad de horas diarias de luz solar que predispondría al pájaro para iniciar su vuelo migratorio y, por otro, apunta a un factor externo, tal como el pasaje de una masa de aire frío y la caída de la temperatura a ella asociada, que operaría como gatillo o estímulo desencadenante de dicha conducta. La causa genética, mientras tanto, tendría que ver con la historia evolutiva de la especie. A lo largo de esa historia, el linaje *Sylvia atricepilla* habría adquirido la constitución neurofisiológica hereditaria responsable de dicha reacción comportamental (Mayr, 1961, p. 1502). Además, previa a esa segunda explicación por causas remotas, Mayr (1961, p. 1502) apunta otra supuestamente del mismo carácter y a la que llama, sospechosamente, 'explicación ecológica': "la curruca, que es un ave insectívora, debe migrar porque si pasa el invierno en New Hampshire morirá de hambre". Es aquí donde, me parece, reside su error.

Un error que, además, traiciona el sentido que en "The evolution of the breeding seasons", de 1938, John Baker le había dado a la distinción próximo-remoto que Mayr (1998, p. 134) retoma en

su artículo de 1961. Para Baker (1938, p. 162), en efecto, la contraposición próximo-remoto era necesaria para entender la diferencia, y la necesaria articulación, entre los análisis de factores ecológicos y los análisis de factores evolutivos. Fue justamente a ese modo de entender dicha distinción que Gordon Orians (1962, p. 262), citando a Mayr, y David Lack (1965, p. 237), citando directamente a Baker, apelaron para delinear el campo y el enfoque específico de la ecología evolucionaria, distinguiéndolos del campo y del enfoque seguido por una ecología *tout court* (Collins, 2000, p. 296). Es significativo que retomando el artículo de Orians aquí referido, Lack remita la distinción próximo-remoto a Baker sin mencionar a Mayr. Tal vez Lack percibió que el modo en que Mayr la presentaba oscurecía lo que él quería reivindicar: la especificidad de la ecología evolucionaria frente a la, en ese entonces, ya más establecida ecología *tout court* (Mayr, 1998, p. 134; Caponi, 2011a, p. 138).

Es falso, por eso, que la polaridad próximo-remoto sólo tenga sentido para trazar la distinción entre la biología evolucionaria y disciplinas como la fisiología, la biología del desarrollo o la propia biología molecular; y sobre todo para defender la autonomía de aquélla frente a las amenazas expansionistas de esta última. La distinción sirve para eso, claro [6], y antes de que Baker apelase a ella, la misma ya había sido apuntada por Edward Poulton, aunque no exactamente en los mismos términos, con una intención más semejante a la de Mayr.

En la introducción de sus *Essays on Evolution,* de 1908, al distinguir los objetivos de las explicaciones mendelianas y las explicaciones seleccionales del origen de las coloraciones de los insectos, Poulton (1908, p. *xlvi*) contrapuso las preguntas por el cómo y las preguntas por el por qué de los fenómenos biológicos. En 1943, Julian Huxley (1965[1943], p. 393) retomó la misma idea aludiendo a las diferencias entre el enfoque fisiológico y el enfoque evolutivo diciendo que "todo problema biológico tiene un aspecto evolutivo y un aspecto inmediato". Así pues, si se reduce el significado de la polaridad próximo-remoto a esta última cuestión, y se deja de lado la distinción entre lo ecológico y lo evolutivo que también conlleva, y que Baker había destacado, se pierde una parte importante de su significación y de su valor como instrumento de análisis epistemológico. No lo hagamos.

Nadie duda, por supuesto, que la disminución de la cantidad de insectos que puede ocurrir en New Hampshire durante el invierno debe haber operado, y tal vez continúe operando, como una presión selectiva responsable de la conformación y la preservación del repertorio de comportamientos *instintivos* de *Sylvia atricepilla*. Pero eso es lo ya supuesto en la llamada explicación genética. A lo largo de la historia evolutiva de *Sylvia atricepilla*, una presión selectiva vinculada con la oscilación estacional de los recursos alimentarios habría labrado y estabilizado su constitución neurofisiológica hereditaria, haciendo que dados ciertos estímulos ambientales vinculados al cambio de estación, los especímenes de dicha ave inicien su vuelo migratorio en dirección al sur. De este modo, al apuntar ese factor ecológico, antes de considerar su impacto en la composición hereditaria de la especie, como siendo por sí mismo una causa remota, Mayr parece estar sugiriendo que todo factor ambiental que afecte el ciclo vital de un organismo individual constituye una presión selectiva. Cosa que, como vimos en el caso de aquellas plantas que crecían en un campo con arsénico, constituye un error.

Claro que en el ejemplo de la curruca el pasaje del factor ecológico al factor evolutivo parece tan inmediato y obvio que resulta casi inevitable no hacer esa identificación. Pero si lo que está en juego no es un análisis empírico sobre la relación entre la ecología y la historia evolutiva de *Sylvia atricepilla*, y sí una elucidación epistemológica del concepto de causa remota, debemos evitar esa superposición entre ambos factores. Debemos entender que una cosa es averiguar cuál es la ventaja ecológica que un comportamiento o la posesión de un rasgo anatómico puede representar para un animal, y otra cosa es hacer inferencias sobre la historia evolutiva de esas particularidades. En el primer caso, podríamos decir, estamos identificando el papel o la función que un rasgo comportamental o anatómico puede tener en el ciclo vital de un organismo, y en el segundo, es muy posible aunque no necesario, que lleguemos a la conclusión de que dicho rasgo constituye una adaptación para dicha función. Ambas cuestiones suelen estar muy entrelazadas y es importante no confundirlas (Caponi, 2010b, p. 77; 2010c, p. 58).

En este sentido, puede ser muy útil comparar la caracterización de las cuatro preguntas sobre el comportamiento de la curruca

propuesta por Mayr, con la caracterización de las cuatro preguntas etológicas propuesta por Niko Tinbergen (1985 [1968], p. 168). La etología, decía Tinbergen, "ha desarrollado una serie de conceptos y términos" que, ante cualquier comportamiento de un animal, nos conducen a plantear las siguientes cuestiones:

1. ¿De qué modo este fenómeno (el comportamiento) influye en la pervivencia, en el éxito del animal?
2. ¿Qué es lo que hace que el comportamiento ocurra en un momento dado? ¿Cómo trabaja su *maquinaria*?
3. ¿Cómo se desarrolla la maquinaria del comportamiento cuando el individuo crece?
4. ¿Cómo han evolucionado los sistemas de comportamiento de cada especie hasta llegar a lo que son ahora?

La cuarta de estas preguntas, diría con toda razón Mayr, es una pregunta por las causas remotas del comportamiento; la segunda y la tercera son preguntas por causas próximas. La segunda abarca las preguntas por las causas fisiológicas intrínsecas y extrínsecas del comportamiento de la curruca, apuntadas por Mayr, y la tercera alude a su ontogenia. Este último asunto se le pasó por alto a Mayr en 1961 y, como vimos, no cabe duda que su tratamiento remite al orden de las causas próximas. El problema está en la primera de las cuatro preguntas. Si razonamos a la manera de Mayr, tendríamos que decir que se trata de una pregunta por causas remotas y, por lo tanto, que se trata de una pregunta por la evolución de ese comportamiento. Además de llevarnos a considerar que la clasificación de Tinbergen es redundante y desordenada, eso también implicaría un malentendido con respecto a lo que Tinbergen está queriendo decir cuando alude a la influencia que un comportamiento puede tener en la pervivencia o en el éxito de un animal.

En un trabajo anterior a la conferencia en donde estableció esa distinción entre las cuatro preguntas, puede notarse que Tinbergen (1979[1965], p. 100-1) suponía una distinción clara entre el análisis [ecológico] de cómo un comportamiento puede contribuir al éxito de un animal individual, y el estudio [evolutivo] de las presiones selectivas, presentes y pasadas, involucradas en la historia evolutiva de su especie (Hinde, 1998, p. 431). Como ocurre en el caso de la curruca, una cosa es averiguar cuál es la ventaja ecológica que un comportamiento, o la posesión de un rasgo

anatómico, puede presentar para un animal, y otra es hacer inferencias sobre la historia evolutiva de esos caracteres (Caponi, 2010b, p. 77; 2010c, p. 55). Una cosa es hacer autoecología y otra cosa es hacer biología evolucionaria. No las confundamos.

Para lo primero basta con analizar las condiciones en que el animal desarrolla su existencia, mostrando cómo el comportamiento o rasgo anatómico en cuestión contribuye a su pervivencia y desarrollo individual, a su reproducción, a la pervivencia de su prole, y eventualmente a la pervivencia de su grupo o manada. Otra cosa totalmente distinta es determinar la historia de las presiones selectivas que llevaron a la conformación de ese rasgo (Tinbergen, 1979 [1965], p. 118). Piénsese, y vuelvo a un ejemplo mencionado en el capítulo anterior, en lo difícil que resultó dar con una explicación darwinianamente correcta de los llamados comportamientos altruistas. La utilidad y el valor ecológico de los mismos podía ser algo obvio. De ahí a su explicación evolutiva había un largo y escabroso camino a recorrer [7].

Es digno de observarse, por otra parte, que el reconocimiento de esa distancia entre el análisis autoecológico del papel biológico de un rasgo y el trazado de su historia evolutiva está implícito en la noción de 'exaptación' propuesta por Gould y Vrba en 1982 (Ricqlès, 2010, p. 51). La idea de que pueden existir estructuras heredadas que resultan útiles en el cumplimiento de cierto papel biológico y que hasta son capaces de incrementar la aptitud de sus portadores, pero que no han sido labradas por la selección natural en virtud de dicho papel o función, nos indica que entre el trabajo de un naturalista de campo que consigue identificar esa utilidad o conveniencia (Gould y Vrba, 1998, p. 522) y las inferencias evolutivas que puedan hacerse sobre la filogenia de esa estructura, existe un hiato que no puede ser obviado (Caponi, 2010b, p. 75; 2010c, p. 56).

Quizá el clítoris hipertrofiado de la hiena moteada tenga alguna utilidad en los rituales de apareamiento de esa especie. Pero su evolución puede ser un efecto secundario de presiones selectivas de otra índole que premiaron hembras con mayor secreción de andrógenos en virtud del mayor tamaño que podían alcanzar (Gould y Vrba, 1998, p. 529). La distancia entre la imputación de una función biológica y la reconstrucción de la historia evolutiva de un rasgo es tan grande que, en ocasiones, la primera, aunque

correcta, puede operar como un falso indicio para la segunda (Lorenz, 1986, p. 41-2). La historia del ojo, como ya fue dicho en el primer capítulo, no coincide con la historia de la visión, y la historia de las plumas no coincide con la historia del vuelo.

DE LO ECOLÓGICO A LO EVOLUTIVO

Puede decirse, entonces, que así como la identificación de un aspecto del ambiente que resulta ecológicamente relevante para una población no implica, *ipso facto*, la identificación de una presión selectiva que pueda considerarse como una causa remota de la evolución en curso de dicha población, tampoco la identificación del papel o la función biológica de un rasgo constituye, por sí misma, ni un análisis de su historia evolutiva ni la identificación de una presión selectiva que esté incidiendo en la evolución del mismo. Un análisis ecológico, en síntesis, no configura de por sí un análisis evolutivo, y la identificación de la relevancia de un rasgo en la ecología o en el ciclo vital de un ser vivo no es lo mismo que explicar dicho rasgo en términos de causas remotas (Caponi, 2010b, p. 89; 2010c, p. 67).

Para que esto último pueda ser así, para que se pueda transitar de un nivel de análisis a otro, habría que mostrar, en primer lugar, que existen formas variantes heredables de ese rasgo al interior de la población en estudio y, en segundo lugar, sería necesario hacer patente cómo la posesión de una u otra forma de esas formas variantes, al dar lugar a modos más o menos eficientes de cumplir con el papel biológico identificado, puede disminuir o incrementar el éxito reproductivo diferencial de sus portadores [8]. Antes de dar ese paso, antes de pasar del análisis funcional a la explicación del diseño biológico (Caponi, 2010b, p. 90 y ss.), y esto es algo que debe ser destacado, nuestro discurso alude todavía al plano de las causas próximas. A diferencia de lo que ocurre con las explicaciones seleccionales, los análisis de la autoecología, al igual que los de la fisiología y los de la biología del desarrollo (Morange, 2011, p. 149), no son de naturaleza histórica, no aluden a causas remotas.

Éstos, para decirlo gráficamente, podrían ser llevados a cabo en el mundo plano, sin profundidad temporal, ni de ninguna otra naturaleza, del *diseño inteligente*. Para entender la función del

corazón, de una etapa de la ontogenia, o de un comportamiento, no es necesario ser un evolucionista. Basta con examinar el ciclo de vida de un organismo y de ahí inferir cuál es la posible contribución causal en ese ciclo de vida de esa estructura, proceso, momento o comportamiento que estamos examinando (Caponi, 2010b, p. 83; 2010c, p. 62). Claro que esa no es una tarea fácil. Ella, por sí sola, no da lugar a una explicación por selección natural. Para ingresar en el plano de las explicaciones por selección natural es necesario que los seres vivos dejen de ser vistos como meros organismos y sean considerados como ejemplares de linajes. Es ahí, asumiendo esa perspectiva histórica o genealógica que las causas remotas entrarán en consideración.

Hablando rigurosamente, una adaptación no es una parte orgánica que cumple una función. En sentido estrictamente darwiniano, una adaptación es un fenómeno poblacional. Futuyma (1998, *glossary*), sin ir más lejos, la define como "un proceso de cambio genético en una población, debido a la selección natural, por el cual el estado medio de un carácter es perfeccionado con relación a una función específica o por el cual se piensa que *una población se torna más ajustada* a algún aspecto de su ambiente [9]". Una adaptación, podemos también decir, es el estado derivado de carácter; es una apomorfia producida de la selección natural, y esta última es una fuerza cuyo accionar, como ya lo dije más arriba, sólo se registra en el plano de los linajes. La selección natural no modifica partes de organismos, modifica caracteres de linajes y son los estados de esos caracteres así modificados los que pueden ser entendidos como adaptaciones [10]. Por eso, por más que se analice un organismo, se distingan sus partes, y se intente identificar la posible contribución de éstas en su ciclo de vida, no por eso se estarán identificando adaptaciones. Eso sólo se consigue asumiendo esa perspectiva histórica, evolutiva, en la que las causas remotas comienzan a ser discernibles [11].

A diferencia de la presión selectiva que la presencia del arsénico en el ambiente de aquellas plantas pueda ejercer sobre la frecuencia y la aptitud relativa de diferentes genotipos al interior de la población, los efectos del arsénico que explican la distribución, la densidad y el crecimiento de los individuos de esa misma población pueden ser vistos y apuntados sin que sea necesario analizar una secuencia de generaciones. El mapa de la distribución del

arsénico, con sus zonas de mayor o menos concentración, y el mapa de la distribución de la población, con sus zonas de mayor o menos densidad y de mayor o menor crecimiento, nos ponen ante un hecho que no es un hecho evolutivo y que podrá ser explicado dados los efectos que esa sustancia tiene en el crecimiento de cada planta.

Del mismo modo, el análisis de cómo la posesión de una estructura anatómica o la realización de un comportamiento contribuye al cumplimiento del ciclo vital de un organismo en un medio determinado, es algo que debe ser hecho atendiendo a historias individuales de vida y debe mostrar cómo las consecuencias de poseer esa estructura o actuar ese comportamiento se reflejan en lo que ocurre con cada organismo individual. Para hacer eso, es cierto, puede ser menester ver y comparar lo que ocurre con varios individuos. Si se quiere conocer los hábitos de caza del lobo, puede ser mejor ver lo que pasa con varios lobos que ver sólo lo que ocurre con uno de ellos. De esta forma, una vez descubierto un patrón comportamental, y una vez establecido su papel en la vida del lobo, ese comportamiento y sus efectos podrán ser vistos y apuntados, si las condiciones lo permiten, analizando un único caso.

Mientras tanto, si se llegase a descubrir que los lobos de la población estudiada presentan cierta variabilidad hereditaria en un perfil anatómico, y se constata, además, que esa diferencia morfológica conlleva a una realización más o menos eficiente de ese comportamiento, estaríamos detectando una presión selectiva que se traduciría en diferencias de eficacia biológica darwiniana, o de éxito reproductivo diferencial, entre los portadores de las diferentes variantes del carácter en cuestión. Es claro, entonces, que esa diferencia de eficacia darwiniana no podría ser verificada analizando o describiendo el ciclo vital, o la historia de vida, de un único espécimen. Diferencias o cambios en la eficacia darwiniana son fenómenos que tienen que ver con la evolución de un linaje, y es en ese plano que deben ser considerados.

Dicho con mayor generalidad, aunque la eficacia darwiniana de un rasgo dependa de aspectos relativos al ciclo vital de los organismos individuales, ella sólo puede ser registrada considerando una secuencia de generaciones ocurrida al interior de un linaje. Es decir, los incrementos o las disminuciones de eficacia

biológica son fenómenos estrictamente evolutivos y no meramente ecológicos, que no pueden apuntarse considerando el ciclo de vida de un organismo individual y que sólo pueden ser explicados por causas remotas. Si por alguna falla en sus mecanismos neurofisiológicos la curruca de Mayr se quedase a pasar el invierno en New Hampshire, tal vez podríamos observar las marcas que esa situación dejaría en su cuerpo: pérdida de peso, debilitamiento generalizado, e incluso su agonía seguida de una muerte prematura que la inhibiría de participar de una nueva temporada de apareamiento. Lo que nunca podríamos registrar, por más que le pesemos y le midamos la curruca a Mayr, es la disminución de su eficacia darwiniana.

Con todo, aunque exista un hiato y una clara diferencia entre el análisis ecológico, en términos de causas próximas, sobre el papel biológico de un rasgo, y el trazado de su historia evolutiva en términos de causas remotas, eso no debe hacernos perder de vista que esta historia no puede existir sin aquel análisis. Las presiones selectivas sólo existen porque hay un fenómeno ecológico llamado lucha por la existencia. Los individuos tienen que subsistir y conseguir los medios de subsistencia para crecer y reproducirse en un mundo donde sobran las amenazas y escasean los recursos. Es a ese drama cotidiano, que involucra a cada organismo individual, que debemos remitirnos para comprender las presiones selectivas que pueden estar operando, o pueden haber operado, sobre el linaje que estemos estudiando. Aunque no sea posible reducir causas remotas a causas próximas, es necesario reconocer que aquéllas no existirían sin éstas [12].

"La biología evolucionaria —dice Peter Mayhew (2006, p. 9)— es el campo concernido en entender cómo los linajes cambian con el transcurso del tiempo (anagénesis), se dividen (cladogénesis), y finalmente se extinguen". La ecología, mientras tanto, "está concernida con la interacción de los organismos con su ambiente", y esa interacción puede ser comprendida en los varios niveles de una jerarquía que va de los individuos a las comunidades, pasando por las propias poblaciones [13] (Mayhew, 2006, p. 9). Sin comprender esa interacción, por lo menos en lo que respecta a la teoría de la selección natural, ningún proceso evolutivo podría ser explicado. Si el frío y la falta de insectos no afectasen a las currucas individuales, nunca se podría hablar de una presión selectiva que

haya propiciado, o sostenga, ese comportamiento migratorio como respuesta adaptativa a ese problema planteado por el ambiente. Hay presiones selectivas actuando sobre los linajes, porque los organismos que componen esos linajes están sometidos a exigencias ecológicas, y sin conocer estas exigencias aquellas presiones tampoco podrían ser comprendidas.

Cuando decimos que el estado de un carácter responde a una presión selectiva, estamos aludiendo a un fenómeno y a una causa que, como ya vimos, sólo pueden ocurrir en el nivel de los linajes. Los organismos no padecen presiones selectivas ni se modifican en respuesta a ellas. Pueden sufrir un cambio de temperatura y responder fisiológicamente a esa alteración; pueden aclimatarse y aprender. Pero evolucionar sigue siendo una prerrogativa de los linajes (Sober, 1984, p. 204). Aunque éstos no existen sin los organismos individuales, aun así les ocurren cosas, como sufrir presiones selectivas y evolucionar como respuesta a ellas, que a esos organismos nunca les podrían a ocurrir. Los vivientes individuales mueren, pero los que se extinguen son los linajes. Por eso la distinción entre causas próximas y remotas, entendida como una diferencia entre factores que inciden en los estados de los organismos y factores que inciden en la evolución de los linajes, puede y debe ser sostenida, a pesar del reconocimiento de que nada podría ocurrir en el plano evolutivo sin que algo ocurra antes en el plano de los vivientes individuales.

DE LO ONTOGENÉTICO A LO FILOGENÉTICO

La ecología provee el conocimiento de las interacciones entre el viviente y su medio, y estas interacciones son la base de las presiones selectivas estudiadas por la biología evolucionaria clásica. Al mismo tiempo, a esta disciplina lo que le interesan son las consecuencias, a menudo los cambios, que esas interacciones producen en la composición de las poblaciones entendidas como linajes. Esto puede servirnos para establecer una analogía que me parece altamente esclarecedora. La relación que la teoría de la selección natural guarda con la ecología es isomórfica con la relación que la biología evolucionaria del desarollo guarda con la biología del desarrollo. Es decir, del mismo modo en que los factores ecológicos sólo se transforman en causas remotas cuando

son proyectados en el plano evolutivo, los factores ontogenéticos también podrán ser considerados como causas remotas cuando se analiza su impacto evolutivo.

Del mismo modo en que las presiones selectivas sólo existen porque los organismos individuales están sometidos a factores ecológicos, los constreñimientos ontogenéticos de los procesos evolutivos sólo existen porque cada ontogenia individual está sometida a exigencias organizacionales ineludibles. De esta forma y sobre todo en la medida en que se reconoce que esos constreñimientos producen sesgos en la evolución de los diferentes linajes que no pueden explicarse citando exclusivamente los factores evolutivos clásicos (Moya y Latorre, 2004, p. 189 y ss.), deberemos decir que también constituyen causas remotas o evolutivas. Causas que inciden en la evolución de los linajes y no en el desarrollo de los organismos. Aquí hay otra precisión a introducir. Una precisión tendente evitar la confusión entre biología del desarrollo y biología evolucionaria del desarrollo, y que remite a algo ya discutido en el segundo capítulo: la distinción entre, por un lado, exigencias organizacionales del desarrollo y, por otro, constreñimientos ontogenéticos de la evolución.

El desarrollo de cada organismo individual se ve afectado, y usualmente imposibilitado, por factores sin los cuales los constreñimientos ontogenéticos de la evolución invocados por la evo-devo no existirían. Este sesgo, este fenómeno ya evolutivo, no puede confundirse con aquellos factores meramente organísmicos. Un constreñimiento ontogenético, en el sentido en el que ese término es usado por los teóricos de la biología evolucionaria del desarrollo, no es un simple fenómeno organísmico. No es un fenómeno que pueda ser constatado analizando el desarrollo de un organismo individual. Por eso, del mismo modo en que no decimos que la selección natural sea un fenómeno puramente ecológico, tampoco puede decirse que ese constreñimiento sea un fenómeno puramente ontogenético. Cuando se alude a él se apunta a un fenómeno que involucra a múltiples generaciones consecutivas, y tal vez a varias derivaciones, de un mismo linaje. Se apunta, en síntesis, a un fenómeno que es evolutivo. Lo que aquí está en juego ya no es cómo se forman y se integran las partes de un organismo, sino cómo se delinean, cambian o se preservan los caracteres de un linaje.

Lo que constriñe a la evolución es un sesgo en la oferta de variantes, cuya frecuencia relativa será luego modificada o preservada por la acción de presiones selectivas o de otros factores, como deriva genética o migración. Esto es, la variabilidad a la que alude la teoría de la selección natural es ya un dato poblacional y no organísmico, y lo mismo vale para el sesgo de esa oferta de variantes que resulta de las exigencias organizacionales de la ontogenia. Ese sesgo no es menos poblacional que la propia selección natural, y en la medida en que éste afecta a la evolución del linaje en el que ocurre, también se debe decir que constituye una causa remota con los mismos derechos que la deriva genética, la selección sexual, la migración y la propia selección natural.

El desarrollo orgánico individual, insisto, se somete a factores y exigencias sin los cuales el sesgo ontogenético invocado por la evo-devo no existiría, y entonces la explicación de por qué una determinada reprogramación de la ontogenia resulta inviable para un cierto organismo corresponde a ese capítulo de la biología funcional que es la biología del desarrollo. Es en el estudio de la falencia de cada ontogenia individual en donde se podrán encontrar y señalar las causas próximas de esa imposibilidad, aunque el sesgo en la oferta de variantes que condiciona a la evolución no puede identificarse con esos factores y esas exigencias. Ese sesgo es, en todo caso, su reflejo en el nivel poblacional, y en la medida en que ese fenómeno poblacional condicione u oriente la evolución de cierto linaje, diremos que se ha transformado en un factor evolutivo, en una causa remota, que también contribuye a explicar por qué dicho linaje evoluciona o evolucionó de la forma en que lo hace o lo hizo.

Del mismo modo en que una presión selectiva no existiría si los organismos individuales no estuviesen sometidos a la lucha por la existencia, los constreñimientos ontogenéticos, considerados como factores evolutivos, no existirían si las ontogenias individuales estuviesen libres de exigencias organizacionales y pudiesen ser alteradas en cualquier dirección y en cualquier secuencia. Por eso, estudiar esas exigencias y las secuencias que éstas imponen para cualquier innovación morfológica es tan importante para comprender la evolución de un linaje. Ese estudio es tan importante como lo es, y nunca dejará de serlo, el estudio de los factores ecológicos a los que están sometidos los organismos

individuales de ese mismo linaje. He aquí, otra vez, los dos pilares de la ciencia de la evolución (Arthur, 2004a, p. 118). Uno que mira a la ecología y otro que mira a la biología del desarrollo, sin que ninguno de ellos se identifique con esas otras dos disciplinas cuyos objetos de estudio pertenecen, en ambos casos, al dominio de las causas próximas.

En suma, cuando se estudia el impacto evolutivo de un factor ecológico se hace algo más que mera ecología, y cuando se estudia el desarrollo para explicar la ocupación sesgada del morfoespacio generada por un cierto linaje, o para explicar la secuencia en que esa ocupación fue realizada, se está haciendo algo más que mera biología del desarrollo. Eso vale también para la canalización del desarrollo apuntada por Waddington (1961, p. 64; 1976, p. 30). Dicha canalización, capaz de neutralizar el posible efecto fenotípico de algunas variaciones genéticas [14], es por igual un fenómeno de naturaleza puramente organísmica, aun cuando dependa de factores ambientales (Griffiths, 2011, p. 323). Por eso, ella le interesará al biólogo evolucionario sólo en la medida en que, al condicionar la oferta de variantes efectivas a ser escrutadas por la selección natural, dicha canalización también sea capaz de encauzar la propia evolución.

La canalización de la ontogenia, es decir, "el ajuste de las trayectorias desenvolvimientales de manera tal que ellas produzcan un resultado uniforme, no obstante las variaciones genéticas y ambientales" (Gissis y Jablonka, 2011c, p. 423), no es en sí y de por sí, una canalización ontogenética de la evolución, y como ya lo vimos en el capítulo anterior, una exigencia organizacional de la ontogenia no es lo mismo que un constreñimiento ontogenético de la evolución. Este es el influjo que esas exigencias ejercen sobre la evolución. En el ejercicio efectivo de la investigación, esta distinción puede resultar innecesaria y hasta escolástica, si bien no es así en el plano del análisis epistemológico. Dicha reflexión debe cuidar siempre de esas distinciones para poder valerse de ellas cuando la clarificación de lo que ocurre en la efectiva producción del conocimiento científico así lo exija. Esa producción siempre puede generar perplejidades y confusiones discursivas, y la reflexión epistemológica siempre debe estar bien preparada para disolverlas.

La biología evolucionaria del desarrollo, como bien lo ha dicho Brian Hall (1992, p. 2) estudia "cómo el desarrollo (causalidad próxima) impacta en la evolución (causalidad remota) generando cambio evolutivo y cómo el desarrollo mismo ha evolucionado". Algo muy semejante podría decirse de la teoría de la selección natural. Ésta nos lleva a estudiar cómo las relaciones de los organismos con su ambiente (causalidad próxima) impactan en la evolución (causalidad remota) generando cambio evolutivo, y cómo esa misma relación ha evolucionado como efecto de la selección natural. En lo que atañe a ese punto particular, y en contra de lo que al respecto ha dicho Michel Morange (2011, p. 73), el surgimiento de la biología evolucionaria del desarrollo no ha cambiado mucho las cosas. Hay una nueva teoría delineándose en la biología evolucionaria, y en lo que respecta a la distinción entre causas próximas y remotas, ésta sólo nos dice que hay más causas remotas que las que la nueva síntesis había previsto. En lo fundamental, la distinción de Mayr sigue en pie. A pesar de que la curruca ya haya muerto.

Creo, por otra parte, que la distinción próximo-remoto es particularmente importante para superar una cuestión, ya referida en el capítulo anterior, que suele desvelar a aquellos que revindican la importancia de los constreñimientos ontogenéticos en la explicación de los fenómenos evolutivos. Me refiero a la pretensión legítima de que dichos constreñimientos sean visualizados y considerados como genuinos codeterminantes positivos, y no meramente limitativos, de esos fenómenos. Si se comprende correctamente la diferencia existente entre, por un lado, las exigencias organizacionales de la ontogenia que afectan al desarrollo del organismo individual (dominio de las causas próximas) y, por otro, el sesgo en la oferta de variantes que resultan de dichas exigencias (dominio de las causas remotas), la 'positividad causal' de los constreñimientos queda más clara. Lo que desde la perspectiva organísmica atenta a las causas próximas, aparece como un mero límite, cobra perfiles de 'canalización', aunque no en el sentido de Waddington (1961, p. 96), cuando sus consecuencias se proyectan en el plano de los fenómenos evolutivos, es decir, en el plano de las causas remotas.

Un ciclo vital, tanto desde el punto de vista puramente organizacional, como desde el punto de vista ecológico, es un fenómeno

sujeto a severas restricciones. Los organismos individuales no pueden desarrollarse de cualquier forma, como tampoco pueden vivir de cualquier modo y en cualquier circunstancia. A partir de esto, cuando miramos más allá del dominio de las causas próximas, y proyectamos esas mismas restricciones, ecológicas u organizacionales, en el plano evolutivo, en el plano de las causas remotas, vemos que ellas resultan en pautas y orientaciones efectivas de los fenómenos evolutivos. En el próximo capítulo, al distinguir dos acepciones del término 'selección interna', una en la cual el término es considerado como designación de fenómenos que ocurren en el plano de las causas próximas y otra en el cual ese mismo término es considerado como designación de fenómenos que ocurren en el plano de las causas remotas, esa cuestión podrá quedar todavía un poco más clara.

BIOLOGÍA EVOLUCIONARIA DEL DESARROLLO Y MACROEVOLUCIÓN

Dije más arriba que al definir una causa remota como un factor cuya incidencia se registra en la evolución de linajes, estábamos ampliando y no restringiendo dicho concepto. Sus contornos quedaban más nítidos, al mismo tiempo que su cobertura se ensanchaba porque no sólo las especies constituyen linajes. Conforme lo recordé ahí mismo, también son linajes las unidades taxonómicas de orden superior, siempre y cuando constituyan grupos verdaderamente monofiléticos (Caponi, 2011b, p. 79 y ss.). Esto es algo importante a tener en cuenta a la hora de considerar que, por lo general, los constreñimientos ontogenéticos presenten la peculiaridad de actuar más allá de los límites de una única especie. Tal es el caso, por ejemplo, de esos constreñimientos que, según suponen los teóricos de la evo-devo, son los responsables de que los caracteres homólogos se preserven en un determinado taxón, no obstante las diferentes presiones selectivas a la que las especies que los componen pueden haber estado sometidas a lo largo de millones de años.

Las condiciones de vida y las presiones selectivas a las que está sometida cualquier especie de sapos son muy diferentes a las que se somete cualquier especie de murciélago. A pesar de esa diversidad, todas las especies de sapos y todas las especies de murcié-

lagos conservan cierta estructura común: todas ellas mantienen el *bauplan tetrápodo*. Esto, como vimos en el capítulo anterior, posiblemente obedezca al hecho de que cualquier modificación de ese esquema fundamental exigiría una reprogramación ontogenética muy difícil de ser alcanzada. La ontogenia de ambos grupos de tetrápodos parece obedecer a ciertas exigencias organizacionales compartidas, y esas exigencias serían las responsables de preservar, en ambos grupos de especies, esa estructura y esa disposición de los miembros que las caracteriza.

Esto plantea una dificultad. Para que los constreñimientos ontogenéticos puedan ser citados como causas positivas de la preservación de las homologías, es necesario pensar que ellos actúan, simultáneamente, sobre diferentes subórdenes de un mismo orden taxonómico, incluso cuando dichos subórdenes hayan permanecido reproductivamente aislados durante millones de años (Amundson, 2005, p. 237). Esto contrasta con lo que ocurre en el caso de los factores evolutivos clásicos como la selección natural, la deriva genética y los procesos migratorios. Todos estos son causas remotas que sólo actúan sobre especies individuales o sobre sublinajes particulares de ellas, y ahora, al referirnos a los constreñimientos ontogenéticos, estamos aludiendo a factores que pueden incidir en el devenir de linajes de un orden superior. Los constreñimientos ontogenéticos actuarían, simultáneamente, sobre especies diferentes, y eso los vuelve epistemológicamente sospechosos a los ojos de aquellos cuyo paradigma de factor evolutivo es la selección natural (Fodor y Piatelli-Palmarini, 2010, p. 30).

Ahora bien, si se asume que una causa remota es cualquier fenómeno que pueda interferir en el devenir de los linajes biológicos en general, y no solamente sobre las poblaciones, en el sentido evolutivo y no ecológico del término, entonces podremos reconocer que los constreñimientos ontogenéticos son factores evolutivos tan legítimos cuanto lo son las presiones selectivas originadas por factores ecológicos. Sólo que, a diferencia de estas últimas, la operación de esos constreñimientos debe registrarse, por lo común, en un plano superior al de la especie. Aunque pudiera haber excepciones, en general no parecería necesario apelar a un constreñimiento ontogenético para explicar la posesión de un rasgo por parte de una especie cuyas especies genealógicamente más próximas carecen de él. Este último es un asunto

sobre el que conviene demorarse un poco en tanto su examen puede ayudarnos a entender por qué, aun en el contexto de una biología evolucionaria fuertemente marcada por la evo-devo, la teoría de la selección natural siempre tendrá un papel destacado que cumplir.

Si se constata que en una misma especie de mariposa son posibles dos coloraciones, y si en algunas poblaciones de esa especie predomina una de esas coloraciones y en otras se da la situación contraria, todo parecería indicar que la explicación de por qué eso es así no sería un asunto para biología evolucionaria del desarrollo, y menos aun para una teoría de la autorganización. Si las dos coloraciones son posibles, eso significa que ambas son compatibles, no sólo con los constreñimientos ontogenéticos, sino también con las leyes de la autorganización. Es ahí en donde la selección natural, o factores como la deriva génica y la migración, habrán de entrar en juego para explicar por qué en algunos casos ocurre una de esas coloraciones y en otros casos se presenta la otra. Lo que vale para diferentes poblaciones dentro de una misma especie también vale para distintas especies dentro de un género, y eso puede extenderse a órdenes taxonómicos superiores.

Recordemos las membranas interdigitales que se dan en las patas traseras del *gambá d'agua*. El hecho de que otras especies del género no las tengan es un indicio fuerte de que la presencia o la ausencia de ese carácter no es algo que esté demasiado condicionado por constreñimientos ontogenéticos o por factores organizacionales más generales. Esas zarigüeyas pueden tener o no tener membranas interdigitales, y otra vez la selección natural aparecerá como una explicación plausible de por qué en algunos casos es así y en otros no. En general, y como lo vimos en el primer capítulo, cuando dos estados de un carácter se presentan como posibles, u opcionales, dentro de un linaje, la selección natural siempre será una firme candidata a ser citada como explicación de por qué en algunos sublinajes dentro de ese linaje ese carácter se presenta de una forma y en los otros ocurre de forma distinta.

Donde hubo una diversificación, donde dado el estado primitivo de un carácter acabó también apareciendo un estado derivado, los constreñimientos ontogenéticos y los factores organizacionales de índole física quizá podrían ser citados para explicar las condiciones que hicieron que ese estado derivado fuese posible o

más probable de ser generado que otro (Linde Medina, 2010, p. 46). Una vez que la oferta de estados posibles y opcionales de un carácter está definida, serán las presiones selectivas, y eventualmente los otros factores clásicos del cambio evolutivo, los que estarán llamados a definir cuál de esos estados alternativos se impondrá en un linaje. Mientras tanto, y aquí retomo el hilo de mi argumentación, cuando comenzamos a mirar más allá de las variedades de una especie, o de las especies de un género, y en lugar de querer explicar las diferencias que hay entre ellas queremos explicar la constancia de formas exhibidas por los grupos taxonómicos de rango superior, la biología evolucionaria del desarrollo puede volver a prestarnos sus servicios.

La teoría de la selección natural, es cierto, nos invitará a ver esa constancia como mera expresión de la filiación común. Pero si lo que nos interesa es saber por qué algunos caracteres se prestaron al juego de la selección natural con más docilidad que otros, ahí habrá que citar esas constricciones de la ontogenia que preservan las homologías más profundas y generales, y eso llevará a hablar de un factor evolutivo que actúa sobrepasando los límites de las especies. Cosa que no ocurriría si quisiésemos explicar las diferencias que hay entre sapos y murciélagos. Éstas sólo podrán ser entendidas como la resultante de una ingente secuencia de procesos de divergencia morfológica, cada uno de los cuales es explicable en virtud de ese fenómeno intrapoblacional que es la selección natural. En el caso de los factores ontogenéticos que preservan semejanzas entre especies, o clados de orden superior, la situación es otra. Ahí se comienza a hablar de un mismo factor que actúa, simultáneamente, sobre poblaciones tan diferentes como pueden serlo una de murciélagos y otra de sapos.

Si usamos con algo de libertad el lenguaje de Wesley Salmon (1997), se puede decir que mientras los tejidos orgánicos son el medio en donde se propagan y dejan sus marcas las causas próximas estudiadas por la biología funcional, las poblaciones, o grupos de poblaciones que componen una única especie, son el medio en donde se propaga y deja sus marcas la causalidad evolutiva clásica, aquella de la selección sexual, de la deriva genética, de la migración y de la selección natural. Por su parte, el medio por el cual se propagan los efectos evolutivos de los constreñimientos ontogenéticos son agrupamientos de especies, de

mayor o menor rango, definidos por la posesión de ciertas homologías, y es en ese nivel en donde las marcas de esos constreñimientos podrán ser observadas con mayor claridad. En este sentido, pueden ser pensados como causas remotas de un nivel superior a las causas de cambio previstas en la teoría de la selección natural, cuyos efectos son más macroevolutivos que microevolutivos, más transespecíficos que intraespecíficos. O más supraespecíficos que subespecíficos.

LA EVO-DEVO COMO CIENCIA HISTÓRICA

De todos modos, no creo que esto sea una razón para concluir, como Amundson (2005, p. 229 y ss.) sugiere, que los caracteres homólogos sean pensados en evo-devo como constituyendo clases naturales. En la biología evolucionaria del desarrollo, como en la teoría de la selección natural, la expresión "miembro tetrápodo", al igual que las designaciones de entidades taxonómicas "*Panthera leo*" o "Mammalia" [15] (Hennig, 1968), funciona como el nombre propio de una entidad histórica individual y no como la designación de una clase natural (Brzozowski, 2011). Si se afirma que una homología cualquiera es preservada por un mismo mecanismo ontogenético presente en diferentes especies, o incluso en diferentes subphyla como vertebrados y artrópodos (Amundson, 2001b), es sólo porque se supone que esas especies o esos subphyla integran, a su vez, un único grupo monofilético que, *malgré* Quine (1974, p. 174), también es considerado como una entidad histórica individual.

Si esta última hipótesis fuese descartada, por más semejantes que fuesen esos mecanismos, tal vez se podría hablar de analogías ontogenéticas (Jenner, 2006, p. 390), pero no de homologías. Ese sería el caso, posiblemente, de esas analogías de formas que, de acuerdo con autores como Goodwin (1998a, p. 146), podrían producirse en virtud de leyes que gobiernan los procesos de autorganización (Martínez, 2009, p. 163; Linde Medina, 2010, p. 47). Las estructuras o rasgos así generados serían considerados homoplasias o convergencias (Lorenz, 1993, p. 182; Müller, 2007a, p. 946), tal como ocurre en el caso de las semejanzas producidas por presiones selectivas análogas. En general, no es a esas leyes de la autorganización que los practicantes de la evo-devo real-

mente existente confían sus explicaciones de la preservación de las homologías. Más bien aluden a constreñimientos que, en su mayor parte, se sostienen y se transmiten en virtud de un vínculo hereditario, genealógico (Linde Medina, 2010, p. 50; Botelho, 2011a, p. 64).

Un ejemplo de similitud producida por algo semejante a una simple autorganización sería el caso de lo que suele denominarse 'formas genéricas', esto es, las "formas biológicas que resultan de interacciones autónomas dentro y entre los agregados celulares, y que están basadas en sus propiedades físicas no controladas por un programa genético" (Müller, 2007a, p. 946). Ellas serían el resultado de lo que en el capítulo anterior fue caracterizado como un constreñimiento universal, y pueden clasificarse en tipos, o clases naturales, que se materializan en ejemplos concretos cada vez que se dan las condiciones físicas que las producen. Aunque pueda pensarse que gran parte de las semejanzas existente entre diferentes linajes de seres vivos sean ejemplos de dichas formas genéricas (Goodwin, 1998b, p. 157), la búsqueda de mecanismos hereditarios específicos, que estarían involucrados en el establecimiento y preservación de las semejanzas consideradas como homologías, parece ser la denegación de una confianza demasiado grande en la posibilidad de reducir esas últimas a tales formas ahistóricas [16].

Aun cuando se piense que esos mecanismos hereditarios son muy generales y capaces de actuar en linajes evolutivamente muy distantes, su detección siempre se toma como confirmación de filiación común de esos linajes [17]. Quine (1974, p. 150) decía que "la noción de género [en el sentido de 'clase natural'] y de similaridad o parecido parecen ser variantes o adaptaciones de una sola noción". Sin embargo, en el mundo del *modus Darwin* eso sólo es así como segunda hipótesis. Ahí, *prima facie*, la similitud remite antes a filiación común, esto es, a la pertenencia de un ejemplar, o de un sublinaje, a un linaje mayor de la que ellos son partes y no ejemplos (Ghiselin, 1997, p. 85). En este sentido, la biología evolucionaria del desarrollo continúa siendo darwiniana. Aunque la preservación de una homología obedezca a una fuerza o factor causal que, a diferencia de una presión selectiva concreta, actúe más allá de los límites de una especie o de una población individual [18], su existencia, su actuación y sus efectos continúan

siendo pensados como cosas restringidas a un linaje individual, más amplio que una especie, y aun así individual (Ghiselin, 1997, p. 306).

Esto, por otro lado, es lo mismo decir que los caracteres homólogos o plesiomórficos, a diferencia de las posibles formas genéricas, son entidades tan individuales cuanto lo son los caracteres apomórficos, y lo son en el mismo sentido en el que también lo son los linajes que exhiben tales caracteres. Homologías profundas no son cuasianalogías; no son formas genéricas o semigenéricas. Como en cualquier otro capítulo de la biología evolucionaria (Sober, 2003, p. 278), en evo-devo también existen términos que remiten a clases naturales. Pero los términos que designan caracteres homólogos, a diferencia de aquellos que designan caracteres análogos, como las *alas* de murciélagos y gorriones (Conway Morris, 2003, p. 308 y ss.), no son un buen ejemplo de ello. Tampoco lo son aquellos términos que como "*Panthera leo*" o "Vertebrata" designan unidades taxonómicas de diferente nivel. Ellos son nombres propios que designan ciertas entidades individuales que un día emergieron sobre la faz de la Tierra y otro día podrán desaparecer, llevándose con ellas a sus caracteres.

Dicho de otro modo, tanto en el caso de 'Tetrapoda' como en el caso de 'miembro tetrápodo' estamos ante términos que se parecen más a "Chimborazo" que a "volcán" (Hull, 1980; 1984; 1994), y tener esto en cuenta también puede servir para aclarar el malentendido en el que incurre Wallace Arthur (2004a, p. 160) cuando dice que la biología evolucionaria del desarrollo tendría un perfil más marcadamente teórico, en cuanto que opuesto a histórico, que otras áreas de la biología evolucionaria. Creo, en efecto, que el principal objetivo cognitivo de la evo-devo, al igual que el de toda la biología evolucionaria, reside en la construcción de narraciones históricas (López Beltrán, 1998) referidas a la evolución y a la constitución de linajes individuales (Hull, 1984). Su meta no está en la construcción de modelos teóricos generales, como los que pueden encontrarse en la genética de poblaciones, y sí en la reconstrucción, y en la explicación, de la efectiva historia de los seres vivos. Por eso, y ahora en contra de Ghiselin (2005), tampoco creo que quepa decir que "la biología evolucionaria del desarrollo tiene el potencial de devenir una ciencia histórica".

Me parece mejor decir que ella ya lo es, a pesar de la retórica tipologista que abunda en los textos de sus cultores y exegetas. Muchos de ellos tienden a confundir el interés por lo meramente común [a varios sublinajes integrados en un linaje mayor] con un interés por lo general o lo genérico, y así le dan un barniz nomotético a lo que no deja de ser una búsqueda ideográfica (Arthur, 2011, p. 24). Es distinto lo que un biofísico como Brian Goodwin (1998a, p. 191), que pretende darnos "una definición lógica del miembro tetrápodo que es independiente de su historia", a lo que los teóricos de la biología evolucionaria del desarrollo quieren, que es justamente trazar esa historia (Donoghe, 1992, p. 178). Aunque para ellos, claro, esta última suponga algo más que la simple tensión entre filiación común y selección natural. Infelizmente, la vindicación de la historia hecha por Stephen Jay Gould (1999, p. 284) en *Vida maravillosa*, no parece haber sido escuchada por algunos mentores de la evo-devo. Éstos, desoyendo a uno de sus padrinos más ilustres, parecen empeñados en ocultar esa muy legítima dimensión de sus propias investigaciones (Jenner, 2008). Al final eso es comprensible. La biología molecular siempre parece presupuestariamente más justificable que la polvorienta historia natural.

UNA HISTORIA NATURAL DE LABORATORIO

La pregunta de Amundson (2008, p. 266), "¿necesitamos una tercera alternativa más allá de próximo-último para referirnos a la evolución desenvolvimiental?", puede recibir, en fin, una respuesta negativa. Comprender el estatuto de los fenómenos estudiados por la biología evolucionaria del desarrollo, y la naturaleza de la explicación que para ellos se procura, sólo nos exige comprender mejor esa clásica dicotomía. Por los mismos argumentos que aquí se esbozaron para llegar a esa conclusión, también puede decirse que no es posible entender al estudio del desarrollo, en sí mismo, como si fuese un estudio de causas últimas o remotas. La biología del desarrollo, como Mayr siempre lo supo, es un capítulo de la biología funcional. Un capítulo relevante, como todos los otros, para el estudio de la evolución que también puede y debe ser iluminado por una biología evolucionaria que, en ese capítulo suyo denominado biología evolucionaria del desarrollo, analiza-

rá, no sólo cómo los fenómenos ontogenéticos impactan en la evolución, sino también cómo el propio desarrollo ha evolucionado (Callebaut, et al. 2007, p. 45; Müller, 2007b, p. 506).

Por último, la parte final de la reflexión aquí desarrollada nos permite dar una respuesta a la pregunta que Wallace Arthur (2004a, p. 159) planteó en el final de *Biased Embryos and Evolution*: ¿la evo-devo debe ser clasificada como filosofía natural o como historia natural? Las consideraciones aquí hechas nos llevan a una conclusión contraria a la de Arthur en esa obra y más acorde con la posición que él mismo adoptó sobre ese punto más recientemente (Arthur, 2011, p. 28). Una conclusión que, además, es más favorable a la idea que Mayr (1998, p. 83 y ss.) tenía de la biología evolucionaria en general. Ese nuevo capítulo de los estudios evolucionistas que es la evo-devo, a pesar del hecho de ser llevado adelante en laboratorios en donde abundan los recursos de la biología molecular, parece tender más hacia el lado de la historia natural que para el lado de la filosofía natural. En lo que atañe a esto, los objetivos cognitivos que se persiguen son más significativos que los recursos metodológicos, o la parafernalia técnica, que para ello se utiliza y se despliega.

Si el programa rector de la biología evolucionaria del desarrollo siguiese los lineamientos propuestos por Webster y Goodwin (1996), la respuesta sería otra. Ahí estaríamos ante la construcción de una disciplina más teórica, o nomotética, que histórica o ideográfica (Linde Medina, 2010). Así las cosas, en la medida en que ese no sea el caso, y todo parece indicar que está lejos de serlo, se podrá decir que lo que está surgiendo en el dominio de la evo-devo es nada más, y nada menos, que un nuevo capítulo de esa historia de los seres vivos que, desde 1859, está siendo construida por biólogos evolucionarios. En este orden de ideas, tampoco hay antagonismo o divergencia entre teoría de la selección natural y biología evolucionaria del desarollo.

IV.
LOS DARWINISTAS SON DE MARTE; LOS ESTRUCTURALISTAS SON DE VENUS

EL CONTROL DE LA FILOGENIA POR LA ONTOGENIA EN CLAVE VARIACIONAL

Propuesto por Lancelot Law Whyte en la primera mitad de los años sesenta, el concepto de selección interna fue prácticamente ignorado en la biología evolucionaria (Wimsatt 2007, p. 312 y ss.). Recientemente, algunos investigadores comprometidos con la construcción de la biología evolucionaria del desarrollo comenzaron a rescatarlo y a rediscutirlo, considerándolo como una clave posible para entender algunos de los fenómenos por ellos estudiados (Arthur, 1997 y 2004a; Wagner y Schwenk: 2000 y 2003). Según espero mostrar en este último capítulo, la relevancia no tanto teórica, sino más bien epistemológica de dicho concepto va más allá de eso. Bien considerada, otorgándole el sentido que Whyte pretendía atorgarle, la expresión 'selección interna' designa algo más que un mecanismo, entre otros muchos, capaz de explicar el control que la ontogenia ejerce sobre la filogenia. Designa, en todo caso, a ese mismo control tomado en toda su generalidad y no a uno de sus modos posibles de ejercerse.

La selección interna es *'el'* control de la filogenia por la ontogenia, presentado y entendido de una forma que nos permite comprender mejor varios aspectos y reivindicaciones de la biología evolucionaria del desarrollo. Pienso, en efecto, que la idea de selección interna no sólo sirve para entender mejor por qué el sesgo ontogenético constituye una causa efectiva del cambio evolutivo, sino que además puede hacernos comprender de qué modo esos factores organísmicos, o internos, cuya importancia la biología evolucionaria del desarrollo hoy quiere rescatar, son pasibles de ser considerados desde lo que Sober (1984, p. 149) y Lewontin (2000, p. 8) caracterizaron como una visión variacional

o seleccional de los fenómenos evolutivos. Una visión que, justamente por ese carácter variacional, es totalmente afín y compatible con la perspectiva de la teoría de la selección natural.

Digo 'compatible' para no decir 'asimilable'. La selección interna, tal y como Whyte lo pretendía, debe ser pensada como una fuerza evolutiva distinta e independiente de la selección natural. Ello no es óbice para que ambas puedan articularse como factores concomitantes dentro de un mismo modelo teórico y en la construcción de explicaciones particulares de fenómenos evolutivos concretos. Es decir, lejos de querer denunciar un putativo conflicto entre modelos explicativos heterogéneos, mi recurso a las tesis de Whyte obedece a la intención de poner definitivamente en evidencia la profunda afinidad que existe entre el modelo explicativo que rige a la biología evolucionaria del desarrollo y aquel que rige a la teoría de la selección natural.

Para cumplir dicho cometido, procederé primero a analizar el concepto de selección interna, según fue presentado por Whyte, y a continuación insistiré en sus diferencias con el concepto darwiniano de selección natural. Finalmente, sólo después de intentar aclarar en qué sentido la selección interna puede ser concebida como un agente relativamente autónomo de cambios evolutivos irreversibles y acumulables, procuraré mostrar cómo los análisis de Whyte sirven para esclarecer de qué modo aquello que Pere Alberch (1989, p. 27) y Stephen Jay Gould (2002, p. 521 y ss.) llamaron 'internalismo', y en ocasiones 'estructuralismo', puede ser pensado en el contexto de lo que cabría caracterizar como una perspectiva variacional o seleccional ampliada.

Creo que queda claro que mi objetivo no es ni rehabilitar un autor injustamente olvidado por la cruel ortodoxia neodarwiniana, ni consagrar al gran precursor de la evo-devo. Además de que esto último ciertamente constituiría una ingenuidad historiográfica, tampoco creo que haya que explicar el poco impacto de las tesis de Whyte apelando al dogmatismo neodarwinista de sus contemporáneos. Más bien eso se debió al hecho de que Whyte, más allá de su clara argumentación sobre la pertinencia teórica del concepto de selección interna, nunca llegó a mostrar cómo es que éste podía aplicarse en investigaciones experimentales efectivas. Y me parece que la explicación de por qué eso fue así es relativamente simple. A mediados de la década de los sesenta no

existía esa biología del desarrollo pertrechada por la biología molecular que, como señalé en la introducción, ahora está en la base de la evo-devo.

Por otro lado, pretender que las tesis de Whyte son plenamente originales e inauditas sería por igual un error. Suponer eso implicaría desconocer lo que él mismo insistió en resaltar. Lejos de ser el producto de una especulación individual, genial o disparatada, su concepto de selección interna no era otra cosa que una formulación, tal vez más clara y acabada, y definitivamente más contundente, de tesis, o reparos, ya enunciados por otros investigadores más o menos próximos a la tradición darwiniana. Entre ellos, Bertalanffy, Lima de Faria, Waddington, Haldane y hasta el propio Dobzhansky (Whyte, 1965, p. 75 y ss.). Y dicho sea de paso, esta enumeración que Whyte hace de sus precedentes podría ampliarse con otros nombres.

Si le hacemos caso a Jean Rostand (1932, p. 161), que alude a una '*sélection prénatale*', habría que considerar que la idea de selección interna ya estaba de algún modo presente en algunos autores mutacionistas. Entre ellos hasta se podría incluir al propio Richard Goldschmidt (1943, p. 297) que en *La base material de la evolución* había dicho: "La selección de la dirección en que será impelido el organismo por los cambios genéticos no queda, por lo tanto, librada a la acción del ambiente sobre el organismo, sino que es controlada por lo que rodea al primordio en la ontogenia, por la posibilidad de cambiar un proceso ontogenético sin destruir toda la fábrica del desarrollo"(Bowler, 1985, p. 227). A pesar de todo, no es completamente correcto considerar a Goldschmidt como un mutacionista; sí lo es colocarlo en el copioso álbum familiar de Whyte.

En realidad, el retorno a las tesis de Whyte que aquí propongo sólo se justifica porque, me parece, el concepto de selección interna facilita la comprensión y el análisis filosófico de los resultados de la biología evolucionaria del desarrollo. Interpretados a la luz de Whyte, se hace más notoria la especificidad de éstos frente a lo que Moya y Delatorre (2004, p. 192) llaman 'la teoría externalista ampliada de la evolución', sin que por eso se pierda de vista la afinidad epistemológica que existe entre ese nuevo campo de los estudios evolucionarios y la ya bien establecida, además de ensanchada, teoría de la selección natural (Fodor y Piattelli-Palma-

rini, 2010, p. 20). Las tesis de Whyte permiten entender mejor las diferencias existentes entre el internalismo evodevoista y el externalismo darwinista, sin dejarnos de mostrar, al mismo tiempo, la compatibilidad y la solidaridad que existe entre ambas perspectivas.

Por otro lado, como también ya lo dije en la introducción, el concepto de selección interna tiene una capacidad unificadora análoga a la que tiene la idea de selección natural. Ésta unifica un conjunto sumamente heterogéneo de modos en los que las exigencias ecológicas a las que están sometidos los seres vivos inciden en las sendas de la evolución, mientras que la idea de selección interna puede unificar un conjunto no menos heterogéneo de modos en los que las exigencias organizacionales de la ontogenia pueden ejercer un influjo rector sobre dichas trayectorias evolutivas. Así, al unificar este último conjunto de fenómenos bajo un mismo concepto, la noción de selección interna puede ayudarnos a percibir los contornos y la especificidad de esa nueva teoría de la evolución que se está articulando en el campo de la biología evolucionaria del desarrollo.

ORGANICISMO SIN ANTIDARWINISMO

Después de haberlo esbozado en dos breves artículos (1960a; 1964), Whyte desarrolló el concepto de selección interna en su opúsculo de 1965, titulado *Internal Factors in Evolution*, donde decía en el prefacio que su objetivo central era el de sostener que "además de la selección darwiniana, otro proceso también había jugado un papel importante en la determinación de la evolución de las especies". Es decir, "al lado de la bien establecida selección competitiva exterior de la teoría sintética de la evolución", había también "un proceso de selección interna actuando directamente sobre las mutaciones, principalmente en los niveles molecular, cromosómico y celular, pero no en términos de lucha y competición, sino en función de la capacidad sistémica para una actividad coordinada". Esta última afirmación de Whyte explica por qué excluyó a Roux y a Weismann de su lista de precursores.

Esos autores, nos dice Whyte (1965, p. 77), pensaron en "una lucha entre partes, en una competición por espacio y nutrientes en la cual el éxito relativo de una parte implicaba el fracaso relativo de otras", y "nada podría ser más diferente de una selección

interna cuyo criterio es la capacidad de todas las partes para encajar juntas formando una única unidad funcionalmente coordinada" (Weissman, 2011, p. 60-1). Se equivocan, por eso, Snait Gissis y Eva Jablonka (2011c, 447) cuando, en el índice remisivo de *Transformations of Lamarckism*, asocian el concepto de selección interna de Whyte con el de selección germinal de Weismann. Whyte nada quería saber, y nada esperaba, de una lucha entre partes. Creo que esa confusión continúa opacando el valor de las tesis expuestas en *Internal Factors in Evolution*.

En realidad, Whyte simplemente estaba haciendo referencia a una cuestión que ya había sido planteada por otros autores que se sentían incomodados por el descuido con el que, según ellos, el darwinismo trataba la exigencia de coordinación internas de las partes que Cuvier, como vimos en el primer capítulo, había destacado en su principio de la correlación de las formas en los seres organizados. Tal era el caso, por ejemplo, de Edward Stuart Russell (1916, p. 239) que en *Form and Function* había criticado la escasa importancia que Darwin le concedía a la necesaria "correlación de las variaciones". También se podría citar a Jakob Von Uexküll (1945 [1913], p. 175) cuando, más o menos para la misma época, acusaba al darwinismo de hacernos olvidar que, además de estar "adaptado conforme a fin a su entorno", un organismo también "está construido conforme a fin en sí mismo". Por eso, al decir de Whyte (1965, p. 14), "el criterio darwiniano de aptitud para la competición externa" debía ser suplido, pero no suplantado, por "el de la buena coordinación interna". En los seres vivos, según su punto de vista, "la coadaptación interna es tan necesaria cuanto la adaptación externa", que es preciso considerarla a la hora de explicar la evolución (Arthur, 2004a, p. 118).

Es verdad, de todos modos, que la magnitud del descuido de Darwin en lo atinente a la correlación de las estructuras orgánicas es, de todos modos, un asunto discutible. Conforme vimos en el primer capítulo, el problema de la coadaptación fue crucial en la *demarche* darwiniana. La selección natural fue puesta en juego, en primer lugar, porque permitía dar una explicación de cómo esa coadaptación, o *correlación cuvieriana* entre partes, podía ser preservada o reformulada a pesar del proceso de diversificación de formas presupuesto en la tesis de la filiación común. Pero lo que es verdad, en eso Russell, Uexküll y Whyte no dejaban de tener

su cuota de razón, es que la solución dada a dicha cuestión por la teoría de la selección natural ponía a esa coadaptación en un segundo plano, privilegiándose, por lo menos desde un punto vista teórico, la adaptación de los seres vivos a las exigencias ambientales o externas. Era respondiendo a éstas que la selección natural generaba, como *by-product*, seres más o menos cuvierianos (Caponi, 2011a, p. 56).

Por otro lado, la existencia de un apartado titulado "Correlation of growth" en el quinto capítulo de *On the Origen of Species* nos indica, como ya lo había sugerido Paul Janet (1882, p. 352), que Darwin (1859, p. 143 y ss.) estaba preocupado por la negociación que debía existir entre esas correlaciones internas y las exigencias de la lucha por la existencia. Así también lo han entendido Stephen Jay Gould (2002, pp. 333-4) y Wallace Arthur (2004a, pp. 31-3). Ambos coinciden en el hecho de que la importancia que Darwin le concedía a esta cuestión era de algún modo secundaria. Aunque primera en el orden de las dificultades, la coadaptación de las partes era, al final de cuentas, sólo segunda en el orden de las causas. En la teoría de la selección natural, la preservación de la correlación interna de las partes es un subproducto de la respuesta a las exigencias ambientales que cada linaje de seres vivos debe enfrentar (Caponi, 2011a, pp. 54-6).

Aunque este modo externalista de pensar haya tenido una gravitación decisiva en todo el pensamiento darwinista, también es digno de ser apuntado que ese posible descuido con la correlación de las partes no fue algo generalizado entre los partidarios de Darwin (Fodor y Piattelli-Palmarini, 2010, pp. 19-20). La imagen del poliedro acuñada por Galton es una forma de expresar cómo los factores internos, estructurales, pueden ser importantes para entender las sendas de la evolución (Gayon, 1992, p. 178; Gould, 2002, p. 344). Eso nos indica que no es necesario salirse del campo darwiniano para reconocer la importancia de esos factores; algo que Whyte, a diferencia de Russell y de Uexküll, entendía muy bien. Ese autor nunca se entregó a los fáciles placeres del antidarwinismo. Muy lejos de los años del llamado 'eclipse del darwinismo' (Huxley, 1965[1943], p. 22; Bowler, 1985, p. 22), Whyte escribe, incluso, en el periodo en el que ocurre lo que Gould (2002, p. 520) caracterizó como un endurecimiento de la nueva síntesis (Grimoult, 2009, p. 127; Caponi, 2011a, p. 130), y sus

argumentos asumen los logros de la teoría de la selección natural sin perderse en diatribas antidarwinistas (Whyte, 1965, p. 41 y ss.).

Aun así, su propuesta para complementar esos logros se funda en un organicismo afín a las posiciones de autores no darwinistas como Ludwig Von Bertalanffy (1975[1953]) y Kurt Goldstein (1951), a quienes Whyte (1965, p. 33) reconoce como precedentes de sus posiciones. Ese compromiso con el organicismo se patentiza en la insistencia de Whyte sobre el hecho de que cualquier cambio en las estructuras y funciones de todo ser vivo debía adecuarse a lo que él llamaba "condiciones coordinativas" (CC), es decir: "las reglas de orden que deben ser satisfechas por las partes internas y los procesos de cualquier organismo celular capaz de desarrollarse y de sobrevivir en *algún ambiente*" (Whyte, 1965, p. 7 y p. 35, itálicos míos).

INTEGRACIÓN Y DESARROLLO

Si con todo derecho estas condiciones coordinativas nos recuerdan al principio de las condiciones de existencia (Cuvier, 1817, p. 6), tomado en su sentido originario de coherencia funcional, y no en el sentido darwiniano de adecuación a las condiciones de vida [1], debemos también subrayar que las tesis de Whyte no sólo aluden a la correlación de las partes en el organismo ya constituido, sino también, y sobre todo, a la coordinación y coherencia de las distintas etapas de su ontogénesis. Las CC, nos dice Whyte (1965, p. 35): "no son meramente morfológicas [...], sino también morfogenéticas" y, en su opinión, este aspecto ontogénetico es más importante que el meramente funcional (Whyte, 1965, p. 36). Para él, en efecto, "el desarrollo es teóricamente anterior a la homeostasis" (Whyte, 1965, p. 39).

No es, sin embargo, el primado de la ontogenia sobre la homeostasis lo que más debe preocuparnos aquí. En lo que respecta a la biología evolucionaria, la tesis más provocativa y relevante de Whyte no está ahí. Ella reside, más bien, en la presunción de que la ontogenia es teóricamente anterior a la filogenia (Whyte, 1965, p. 46 y p. 63), y esa prioridad es muy fácil de entender si se acepta que la filogenia no es más que "una secuencia de relatos ontogenéticos"(Whyte, 1965, p. 63). Es obvio, además, que "el crecimiento de un individuo puede ser descrito, en principio, sin considerar

la evolución de las formas de vida, pero la evolución no tiene sentido si no hay individuos que hayan crecido". Por eso, "el desarrollo ontogenético debe ser entendido antes que los cambios históricos en ese desarrollo" (Whyte, 1965, p. 63).

Whyte aceptaba, en efecto, aquel principio de completud causal explicitado por Amundson (2005, p. 176), que ya cité en la introducción. Aunque, dicho sea de paso, ese principio ya había sido formulado por Richard Goldschmidt, en 1939, cuando, también en *La base material de la evolución*, decía que:

> en un cambio dentro del plasma germinativo sólo tiene significado evolucionario si los diferentes procesos de desarrollo subsecuentes son, de nuevo, convenientemente integrados para producir un todo equilibrado, la nueva forma. Por tanto, para comprender la evolución, el hecho de considerar las posibilidades del sistema de desarrollo es un cambio más o menos radical tiene una importancia decisiva (Goldschmidt, 1943, p. 236).

En última instancia, el disparador inicial del surgimiento de cualquier variante a ser seleccionada es la variación hereditaria. Esto Whyte no lo pone en duda. No obstante, él insiste, y aquí fue muchas veces repetido, para que esas variaciones puedan producir fenotipos capaces de entrar en el juego de la competición darwiniana, es menester que ellas generen cambios compatibles con las condiciones coordinativas. Éstas, "al igual que una ecuación algebraica" pueden ser satisfechas "por muchas soluciones particulares" (Whyte, 1965, p. 37). Pero si una variación hereditaria produce una reformulación de la ontogenia, ésta debe ser tal que genere una nueva solución [correcta] de dicha ecuación. Ella debe ser "un cambio desde una solución particular de las CC hacia otra". Sin eso, la variación hereditaria no generará variante a ser seleccionada.

Al igual que Cuvier (1992 [1812], p. 100), Whyte también compara a los organismos con ecuaciones particulares, y su idea de que existen condiciones coordinativas muy generales que deben ser satisfechas por todos los seres vivos parece ser otra forma de aludir a las leyes generales de la organización, cuya búsqueda norteaba el programa de la anatomía comparada cuvieriana. Sólo que, insisto, Cuvier no llegó a vislumbrar que esas leyes debían

dar más importancia al desarrollo que al funcionamiento de los organismos ya constituidos. Tampoco llegó a vislumbrar, claro, que dichas leyes podían estar involucradas en algo así como un proceso evolutivo, y esa es, precisamente, la tesis central de Whyte: la necesaria correlación de las etapas morfogenéticas marca, *a priori* de cualquier evento evolutivo particular, cuáles son las sendas posibles de la evolución.

Las CC, pensaba Whyte, pueden "revelar por qué el curso de la evolución despliega una serie de tipos estructurales que se siguen los unos a los otros en una determinada secuencia necesaria". Esos tipos, y sus formas particulares, nos muestran las diferentes soluciones posibles de las CC, y su secuencia evolutiva nos indica el orden en que esos cambios deben ocurrir para que, en cada etapa, se produzcan alteraciones que no rompan con esas condiciones coordinativas. He ahí la razón por la cual "la estructura interna de los organismos ha influenciado directamente las avenidas de la filogenia" (Whyte, 1965, p. 23). Dicho en un lenguaje más moderno, las CC no sólo predefinen el morfoespacio que la evolución habrá eventualmente de ocupar, sino que además predeterminan la secuencia en la cual ese morfoespacio podrá ser ocupado.

Partiendo de un punto determinado, en ese morfoespacio "las condiciones de la organización biológica restringen a un espectro finito y discreto las posibles avenidas del cambio evolutivo" (Whyte, 1965, p. 52), y es atendiendo a esto que Whyte (1965, p. 48) afirma que "la selección adaptativa darwiniana no ha sido el único agente director que guió la evolución de las formas vivas por los corredores que ella efectivamente siguió". "La naturaleza de la vida, el propio carácter estructural de los organismos, impuso restricciones básicas en los cambios que son permisibles" (Whyte, 1965, p. 48), y por eso esas exigencias organizacionales también deben ser reconocidas como "un factor que dirige a la filogenia" (Whyte, 1965, p. 52).

Es decir, "mientras en la teoría sintética se afirma que el único factor directivo en la filogenia es la selección externa darwiniana que actúa sobre formas maduras en virtud de su eficacia reproductiva en ambientes particulares, ahora un segundo factor directivo ha emergido: los prerrequisitos de un estricto orden interno expresados en las CC. La vida sólo puede evolucionar dentro de las anchas avenidas determinadas por su propia naturaleza es-

tructural" (Whyte, 1965, p. 53). Claro, "las trayectorias efectivamente seguidas dentro de esas avenidas son determinadas por la selección externa darwiniana", pero es un "previo proceso selectivo interno, más que la selección darwiniana, el que asegura que sólo genotipos bien integrados sobrevivan" (Whyte, 1965, pp. 53 y 54). Es a eso que Whyte llama, primero 'selección interna', un conjunto de "procesos selectivos que actúan directamente sobre las consecuencias iniciales del genotipo que aseguran que las CC sean satisfechas por todos los tipos mutantes que sobreviven hasta el punto en el cual la selección externa darwiniana opera" (Whyte, 1965, p. 58).

Inicialmente, en el glosario de *Internal Factors*, Whyte (1965, p. 7) también había usado la expresión '*developmental selection*', que podría ser traducida por 'selección ontogenética'. Para reforzar el contraste con la selección externa o darwiniana, Whyte, que evidentemente se resistía a caracterizar a esta última como la única natural, acaba prefiriendo el calificativo 'interna'. Más allá de esta cuestión terminológica, lo concreto es que en ese glosario se formulan dos definiciones complementarias y altamente esclarecedoras de esta *nueva fuerza*. En la primera aparece descrita como "la selección interna de mutantes, en los niveles molecular, cromosómico y celular, en virtud de su compatibilidad con la coordinación interna del organismo" (Whyte, 1965, pp. 7-8), y en la segunda se la caracteriza como "la restricción de las direcciones hipotéticamente posibles del cambio evolutivo por factores organizacionales internos" (Whyte, 1965, p. 8). Esa doble definición es muy significativa y debemos prestarle atención.

En el primer caso, la selección interna aparece caracterizada como una causa próxima que actúa en el proceso de constitución de cada organismo individual, y en el segundo caso ella es entendida como una causa remota, cuyos efectos se verifican en la filogenia. En el primer caso, también podemos decirlo, la palabra 'selección interna' remite a las exigencias organizacionales del desarrollo. En el segundo caso remite a los constreñimientos ontogenéticos de la evolución. Del mismo modo en que la selección natural darwiniana puede ser considerada como el efecto microevolutivo de ciertos factores ecológicos que actúan sobre una población, la selección interna, en cuanto fuerza evolutiva, en cuanto que causa remota, puede ser considerada como el efecto

macroevolutivo de factores organizacionales que actúan sobre los procesos ontogenéticos. Estos factores organizacionales serían los responsables de la selección interna tomada como causa próxima, como fenómeno puramente organísmico.

Aludo a los efectos macroevolutivos de la selección interna, y los contrapongo a los efectos microevolutivos de la selección natural, porque los efectos resultantes de las presiones ejercidas por aquélla se verifican, casi exclusivamente y como ocurre en el caso de las homologías, en un plano siempre superior al de la especie. Éstas, como vimos en el capítulo anterior, sólo son reconocibles cuando se consideran clados de orden superior al de la especie. Al fin y al cabo el término 'selección interna', tomada en su acepción evolutiva, es sólo un [no tan] viejo nombre para esas *nuevas fuerzas evolutivas* que hoy reciben el nombre de 'constreñimientos ontogenéticos'. Por eso no debe sorprender que todo lo que se diga sobre esa selección apuntada por Whyte sea más o menos idéntico a aquello que ya ha sido dicho aquí sobre esos constreñimientos. Más aún, fue por eso que la traje a cuento, para exponer de nuevo los supuestos básicos de la evo-devo dejando en claro, sobre todo, el compromiso de ésta con una perspectiva variacional.

Con todo, aunque Whyte (1965, p. 57) correctamente acabe privilegiando la acepción evolucionaria de 'selección interna', lo cierto es que ambas formas de entender este concepto, como causa próxima y como causa remota, son necesarias para comprender sus tesis. Del mismo modo en que no puede haber selección natural sin lucha por la existencia, las CC tampoco podrían pautar la evolución si sus exigencias no se hiciesen sentir, a nivel organísmico, abortando, y tal vez revirtiendo o reconfigurando, como Whyte (1965, p. 54) también pretendía, cada proceso ontogenético individual que venga a transgredirlas. Aquí es oportuno resaltar que Whyte (1965, p. 70) distingue tres mecanismos diferentes de selección interna, considerada, lo subrayo, como causa próxima.

El primero es la reversión de las configuraciones moleculares inapropiadas; el segundo es la transformación de esas configuraciones inapropiadas en otras que satisfagan las condiciones coordinativas, y el tercero es la simple eliminación de las malas configuraciones (Whyte, 1965, p. 54 y p. 56). Las dos primeras hoy pueden ser asociadas a los mecanismos de reparación del ADN

(Alberts, et al. 2002, p. 267; Radman, et al. 2009, p. 42). Mecanismos que, como dice Evelyn Fox Keller (2000, p. 32), al "sacrificar la fidelidad en vistas a garantizar la continuidad del proceso de replicación", se transforman en factores productores de variaciones apropiadas que se parecen, sobre todo, a las reconfiguraciones coordinativamente correctas postuladas por Whyte.

Más allá de que las conjeturas de Whyte sobre la existencia de tales mecanismos hayan estado bien encaminadas, y hayan sido de algún modo confirmadas por los desarrollos posteriores de la biología molecular, creo que esos dispositivos de reparación son sustancialmente distintos de la simple eliminación de las configuraciones contrarias a las condiciones coordinativas, y lo son por la sencilla razón de que, estrictamente hablando, esas correcciones no conforman un mecanismo selectivo. Ellas, de hecho, sólo ayudan a componer la oferta de variantes sobre la que siempre acaba actuando el tercero de los mecanismos previstos, y es ése, el eliminativo, el que mejor ilustra el modo de pensar de Whyte. Los otros dos podrían de hecho no existir, y aun así ese tercer e inevitable mecanismo de eliminación podría continuar ejerciendo su control sobre las configuraciones de los seres vivos.

Ese mecanismo, después de todo, también parece haber sido reconocido por los desarrollos posteriores de la biología molecular. Así por lo menos parece indicarlo este pasaje de *El azar y la necesidad* (Monod, 1971, p. 134)**:**

> Toda *novedad*, bajo la forma de una alteración de la estructura de una proteína, podrá o no ser aceptada en función de su compatibilidad con el conjunto del sistema ya ligado por innumerables sujeciones que deciden la ejecución del proyecto del organismo. Las únicas mutaciones aceptables son pues las que, por lo menos, no reducen la coherencia del aparato teleonómico, sino más bien lo confirman en la orientación ya adoptada o, sin duda más raramente, lo enriquecen de nuevas posibilidades.

Vale apuntar, por otro lado, que en los años setenta, el genetista franco-rumano Denis Buican sugirió tesis muy semejantes a aquellas que Whyte había sostenido en la década anterior (Grimoult, 2009, p. 130 y ss.). Buican (1989, p. 303) hablaba de una "preselección genotípica" y la definía como "la operación natural que elimina *a priori*, al nivel del genotipo, toda combinación genética

o toda mutación impropia a su supervivencia" (Buican, 2005, p. 120). Este autor (1989, p. 304) también sostuvo que esa preselección podía imponer ciertas canalizaciones a los procesos evolutivos.

No creo que sea necesario conjeturar una influencia directa de Whyte sobre Buican para explicar esa coincidencia. La idea de una selección interna, o de una preselección derivada de las exigencias organizacionales propias de la ontogenia, es casi una *verdad de razón*, y la eliminación sumaria de embriones malformados es una *verdad de hecho* familiar para los biólogos experimentales (Buican, 1989, p. 303; 2005, p. 120).

Es sólo cuestión de relacionar esas dos verdades, la de hecho y la de razón, para así llegar a la idea de selección interna. Lo importante es no confundir esta última idea con la de selección natural. Otra noción que, después de todo, también se deriva de la convergencia entre una 'verdad de la razón' y una constatación fáctica (Illies, 2005). Sólo que, en este último caso, la verdad de razón ya no tiene que ver con exigencias organizacionales puramente internas, sino con las exigencias ecológicas a la que se somete todo aquello que consuma recursos para sostener una irrefrenable tendencia a proliferar. En este caso, por otro lado, la verdad de hecho que entra en juego ya no es la frecuencia de los abortos naturales, sino el contraste entre los índices efectivos de natalidad y la evidente estabilidad de las poblaciones.

SELECCIÓN INTERNA Y SELECCIÓN NATURAL

En contra de lo que Lewontin y Caspari (1960, p. 1688) tempranamente hicieron, no se deben subestimar las importantes diferencias que existen entre los conceptos de selección natural y selección interna. Eso es lo que Wallace Arthur (2004a, p. 125) de hecho hace en *Biased Embryos and Evolution* cuando dice que "probablemente no existe una cosa tal como una pura selección externa y una pura selección interna" y que "si estos fenómenos existen, ellos no son más que los extremos opuestos de un espectro continuo". Posición que contrasta con aquello que él mismo había dicho en *The Origin of Animal Body Plans*. Allí, siguiendo más de cerca a las tesis de Whyte, Arthur (1997, p. 222) había escrito que "en términos de causalidad biológica, la selección interna es claramente diferente de la selección externa. No hay un continuo de

una a la otra [...]. Un agente selectivo es o bien parte del organismo o bien no lo es". Esa es, de hecho, la posición sustentada por Whyte. Este autor, ya previendo esa posible confusión entre ambos conceptos (Whyte, 1960b, p. 1693; 1965, p. 58), había resaltado esa diferencia:

> La selección adaptativa darwiniana es un proceso externo relativo, estadístico, efectivo entre pares de individuos o poblaciones, un asunto de grado determinado sólo por aptitud comparativa y frecuencias en algún ambiente particular. La selección interna es proceso intrínseco, usualmente de *todo o nada*, operando dentro de individuos aislados, y que puede ser determinado por la simple observación de la historia de un organismo en el ambiente más favorable. La selección adaptativa depende de un alto índice de mortalidad y expresa competición; la selección interna se basa en la coordinación dentro de los individuos (Whyte, 1965, p. 59).

La selección natural darwiniana, en suma, es un proceso desde el inicio poblacional. Su punto de arranque, que es además su anclaje en el dominio de las causas próximas, es la lucha por la existencia, y ésta supone la competición de alternativas fenotípicas con el mínimo de viabilidad o de competitividad requerido para participar efectivamente en esa pugna. La selección interna, en cambio, cuando es tomada como causa próxima, "se evidencia en la historia estructural de los organismos", y dado que "muchos tipos [por ella] excluidos nunca ingresan en las estadísticas poblacionales" (Whyte, 1965, p. 64) sus efectos no pueden verificarse en los parámetros previstos por la genética de poblaciones. No cabe afirmar, en este sentido, que en los modelos de la genética poblacional "los agentes de la selección interna y externa" sean, como dice Arthur (1997, p. 222), "formalmente indistinguibles". En todo caso, lo cierto es que esos modelos son inadecuados para captar la acción de la selección interna.

"La evidencia de la selección interna —ya lo decía Whyte (1965, pp. 59-60) con toda claridad— no es una tasa relativa de aumento en un ambiente dado, sino la observación estructural directa de la coordinación interna exitosa (o fallida) de un único organismo mutante". Aunque en este caso Whyte está pensando otra vez a la selección interna como causa próxima y no como causa remota, su observación sirve para entender la diferencia entre la lucha por

la existencia y la eliminación sumaria de aquello que es contrario a las CC. Eliminación sumaria cuyos efectos evolutivos, obviamente, sólo podrán ser vistos en un plano que ya no es el del organismo individual. Sólo podrán ser vistos en la evolución de linajes.

En contra de lo que Günter Wagner y Kurt Shwenck (2003, p. 54) afirman, la eliminación de una variación que produce una disrupción de la dinámica ontogenética tal que causa la muerte del embrión antes de que éste entre en la población, sería un fenómeno que nunca podría ser considerado como un caso de selección natural. Ese sería, por el contrario, un perfecto ejemplo de selección interna considerada como causa próxima. Sería un ejemplo de la autoeliminación sumaria a la que está condenado todo aquello que, no llegando a cumplir con los requisitos de CC, tampoco cumple con los requerimientos mínimos que son necesarios para entrar en esa competición que es la lucha por la existencia. Tampoco puede decirse, por eso, que "las variantes que producen una disrupción en la dinámica interna de los sistemas funcionales u ontogenéticos tengan consecuencias negativas para la aptitud de un organismo" (Wagner y Shwenck, 2003, p. 54). Aunque a primera vista esto pueda parecer algo totalmente razonable, casi la descripción de un hecho obvio, en realidad se trata de un craso error categorial provocado por la violación subrepticia de la gramática que sanciona el buen uso del concepto de aptitud.

Ese es el error que hace que Günter Wagner y Kurt Shwenck (2003, p. 57) consideren a la selección interna y a la selección externa como dos componentes de la selección natural [2]. Para ellos "la distinción crucial" entre ambos conceptos reside simplemente en el hecho de que "la selección externa cambia con el ambiente, mientras la selección interna permanece esencialmente constante porque ella viaja con el organismo" (Wagner y Shwenck, 2003, p. 57). Aunque esta formulación parezca bastante feliz, encubre algo muy importante: la selección interna no produce, ni supone, diferencias de aptitud. Por eso no puede ser considerada como un tipo de selección natural. "La selección interna —ya lo decía Whyte (1965, p. 99)— no actúa causando supervivencia diferencial de dos tipos competitivos, sino que acepta o rechaza cada genotipo mutado por sí mismo. El San Pedro de la selección interna no hace comparaciones odiosas, sino que juzga a cada candidato en virtud de sus propios méritos".

Cabe apuntar, a partir de eso, que la definición de 'selección interna' que Snait Gissis y Eva Jablonka (2011c, p. 427) proponen en el glosario de *Transformations of Lamarckism*, no se corresponde con el concepto de Whyte. Según ahí se lee, la selección interna sería una "selección resultante de las diferencias de aptitud de genomas variantes dentro de un organismo que deriva de la falta de coherencia entre las mutaciones o permutaciones y las redes funcionales prexistentes". Lo cierto es que la selección interna no trabaja por diferencias de aptitud, simplemente mata o deja vivir. Eso no la hace más amigable que la siempre negociadora selección natural. Por el contrario, la selección interna es un juez severo hasta la crueldad. En el caso humano, por ejemplo, se estima que la mitad de las concepciones acaban en abortos espontáneos y que por lo menos la mitad son debidos a anormalidades hereditarias (Sadler 2001, p. 7). He ahí la selección interna en acción.

A diferencia de la adecuación a las condiciones coordinativas, la aptitud es una magnitud comparativa que indica el éxito reproductivo diferencial de una variante al interior de una población considerada como linaje, y por eso la aptitud de un fenotipo puede llegar a incrementarse con el simple decrecimiento de la aptitud de su alternativa competidora. Eso jamás ocurriría con una variante letal; por más que la viabilidad de la variante no disruptiva disminuya, la aptitud de la forma letal nunca se incrementará. Se podría hablar aquí de una aptitud nula, pero es importante resaltar que para establecer esa nulidad no precisaríamos de las comparaciones supuestas en el concepto darwiniano de aptitud. Nada precisaríamos saber sobre el éxito reproductivo de la variante no letal para determinar que aquella que aborta el proceso de desarrollo carece de toda aptitud posible.

Es decir, mientras la acción de la selección natural sólo puede inferirse comparando la desigual frecuencia relativa de las alternativas en pugna, la acción de la selección interna, considerada como mera causa próxima, puede constatarse analizando un único ciclo vital, aunque sus efectos, en cuanto que causa remota, sí deban ser registrados en el plano de los linajes. Por eso, y como lo decía Whyte (1965, p. 65) aludiendo ya a esa anfibología de la selección interna, su dimensión puramente ontogenética y su dimensión genuinamente evolutiva, "la teoría estadística de las poblaciones debe ser complementada por una teoría estructural

de la ontogénesis individual y de su influencia sobre la filogenia". Los teóricos de la actual biología evolucionaria del desarrollo no lo hubiesen dicho mejor. Es necesario entender cómo las exigencias organizacionales de la ontogenia generan esos constreñimientos ontogenéticos que, en conjuto con la selección natural y los otros factores evolutivos previstos por la genética de poblaciones, pautan la senda de la evolución.

Debe decirse, por otra parte, que aunque Gerhard Schlosser (2007, p. 126) tenga razón cuando dice que la aplicación de las ecuaciones de la teoría de la selección natural siempre presupone, como una condición límite, la presencia de variantes con diferentes índices de aptitud, se equivoca cuando hace esto extensivo a la selección interna. La expresión 'selección interna', por lo menos si atendemos al modo en que Whyte la usa, no puede ser considerada una abreviatura de "selección entre variantes que difieren en aptitud (principalmente) en virtud de constreñimientos interiores" (Schlosser, 2007, pp. 126-127). La selección interna, que no es interna por ser intrauterina sino por tener que ver con la coordinación y la coherencia interna de las partes y de las etapas de la ontogenia, tiene que ver con lo siempre incompetente. Tiene que ver con aquello que nunca podrá encontrar el ambiente en el cual gozar de un mínimo éxito reproductivo, lo cual se puede deber a dos tipos de razones: a la total inviabilidad de la ontogenia o a su carácter irremediablemente inconcluso.

La selección interna, como lo dice el propio Whyte (1965, p. 69), no sólo incluye la eliminación de los genotipos que generan embriones o larvas inviables, sino que también tiene que ver con esas variaciones hereditarias que "matan al individuo antes de la madurez o lo dejan estéril". Los organismos son ciclos vitales (Griffiths, 2011, p. 325), y una de las etapas cruciales de todo ciclo vital es aquella en la que se adquiere la aptitud para la reproducción (Arthur, 2006, p. 234). Un ser que por su propia dinámica ontogenética llegue a la senescencia y a la muerte sin nunca poder pasar por esa fase, no satisfaría las condiciones coordinativas y, por consecuencia, sería invisible para la selección natural. Tal el caso de aquellas ranas Peter Pan a los que me referí en el segundo capítulo. Ellas serían ejemplos de ciclos vitales inacabados, de ontogenias no consumadas, de organismos incompletos, de ciclos vitales truncados. Las mulas podrían ser otro ejemplo de eso.

Si el pichón que está formándose en un huevo tiene condiciones funcionales de llegar a su edad reproductiva, aunque sea protegido en un ambiente artificial, será considerado como acorde a las CC. Incluso cuando toda la evidencia nos indique que en la naturaleza no hubiese podido preservar su lugar en el nido por unas pocas horas. Como caso contrario, un búfalo portador de una mutación que afecta su sistema endocrino al punto de hacerlo mayor y más fuerte que sus semejantes, pero que al mismo tiempo lo deja irremediablemente estéril, no estaría satisfaciendo las CC. Pese a su adaptación ecológica individual superior, ese búfalo, como ocurre con una mula, jamás podría entrar en competición darwiniana con sus congéneres más pequeños y débiles por el simple hecho de nunca alcanzar esa fase crucial de la ontogenia que es la edad reproductiva. Evolutivamente, como dijo alguna vez Michael Ruse (1987, p. 19), "no tiene sentido ser *Superman* si la criptonita ha destruido tus espermatozoides".

Esa diferencia entre las nociones de selección interna y selección natural es lo que Arthur (2004a, p. 123) parece pasar por alto cuando pretende establecer un contraste entre la supuesta selección [puramente] externa que podría beneficiar un incremento de tamaño en ciertas moscas y la supuesta selección [casi exclusivamente] interna que acabaría castigando cualquier mutación que implique una articulación defectuosa entre las alas y el tórax de esas moscas. En lo primero Arthur no se equivoca, en lo segundo sí. Incluso me atrevo a decir que se equivoca porque sus años de biólogo de laboratorio lo llevaron a menoscabar la variedad de condiciones en la que los diferentes linajes de seres vivos deben evolucionar. Un evolucionista nunca tiene que dejar de pensar como un naturalista, aunque su puesto esté en el laboratorio.

Dentro de una población de moscas sometidas a una disminución de la humedad ambiente, un incremento del tamaño, como Arthur (2004a, p. 122) bien observa, puede representar una ventaja adaptativa en tanto y en cuanto ese mayor volumen implica una disminución relativa de la superficie corporal en contacto con el aire. En ese caso, las moscas mayores, si eso nos las torna, por ejemplo, más fáciles de ser cazadas, tendrán una aptitud superior a las menores; y esta diferencia de aptitud estará obviamente correlacionada con un factor ambiental que, de revertirse, podrá volver a tornar más aptas a las moscas menores. Estaríamos aquí

ante un clásico ejemplo de selección natural darwiniana, o selección externa, beneficiando ciertas formas alternativas en detrimento de otras, y la presión selectiva en juego tendría que ver con un factor claramente ambiental (Arthur, 2004a, p. 123).

Creo que Arthur (2004a, p. 123) no razona de modo correctamente darwiniano, ni tampoco razona como Whyte lo haría, cuando dice que una variación hereditaria que disminuya la articulación entre las alas y el tórax de esas moscas, disminuyendo su capacidad para volar, sería adaptativamente inconveniente en cualquier medio y, por lo tanto, su eliminación selectiva podría ser considerada como un caso de selección interna *à la* Whyte. En esa situación, nos dice Arthur (2004a, p. 123), "las diferencias de aptitud entre individuos no son causadas por ninguna característica específica del ambiente"; ellas serían, más bien, ambiente-independientes [*environment-independent*] o casi ambiente-independientes. Pero ahí se esconden dos errores. El primero consiste en dar por descontado que, "aunque el vuelo ocurre en el ambiente en un sentido general, la habilidad para el buen vuelo no es solamente una ventaja en cualquier selva o pradera en particular, sino que ella lo es en todas las selvas y praderas" (Arthur, 2004a, p. 123). El segundo error consiste en suponer que, por esa razón, la selección que estaría ocurriendo en contra de esa característica sería "la selección interna de Whyte" (Arthur, 2004a, p. 123).

Claro, imaginar un ambiente, o condiciones de vida, en donde las moscas no precisen volar no es muy fácil. Es casi tan difícil como imaginar un ambiente en donde un animal semejante a una musaraña no precise de una visión mínimamente desarrollada. Sin embargo, ahí están los topos, descendientes de alguna forma primitiva de musaraña (Lecointre y Le Guyader, 2001, p. 443). Las condiciones de vida a las que pueden estar sometidos los seres vivos son tan variadas, y las formas en que los recursos del ambiente pueden ser explotados son tan imprevisibles, que nada nos puede permitir afirmar que una morfología ontogenéticamente generable, como parece serlo la de la mosca *mal alada*, no pueda nunca encontrar o *producir* un nicho en el cual esa característica resulte en una ventaja. En una región muy árida, pero tal vez repleta de pequeñas cavernas oscuras y húmedas en donde ciertas moscas depositan sus larvas, de pronto podría surgir una variante de las mismas que encuentre ventaja permaneciendo en

una vida subterránea lejos del sol y del aire seco. Pocas moscas estarían mejor preparadas para eso que aquellas que la falta de buenas alas, al impedirles volar hacia un exterior deshidratante, las predisponga a deambular por esas pequeñas galerías subterráneas.

Es verdad que esas circunstancias ecológicas pueden no darse jamás. Lo que no implica que la selección natural no presione en contra de los mutantes de alas mal articuladas. Si en una población de moscas se atenuasen las exigencias que hacen del vuelo una necesidad adaptativa —pensemos, por ejemplo, en una disminución de la depredación simultánea con un aumento de las fuentes de alimentos explotadas por las moscas— la frecuencia de los individuos de alas mal articuladas podría incrementarse aun cuando ella nunca llegue a superar la frecuencia de los individuos normales. Eso nos estaría indicando que, en las circunstancias habituales, era la propia selección natural darwiniana y no la selección interna la que impedía que esa frecuencia se incrementase. Es claro, además, que de volver a imperar esas circunstancias antes habituales, depredación más intensa y menor abundancia de alimentos, sería también la selección natural la que haría retornar esas frecuencias relativas a sus niveles anteriores.

En síntesis, dado el universo de todas las condiciones ecológicas posibles en las que un ciclo ontogenético puede completarse, desde las más benignas a las más exigentes, desde las más habituales a las más improbables, las condiciones coordinativas son satisfechas por cualquier ciclo ontogenético que pueda llegar a su etapa reproductiva, aunque sea en un subconjunto muy restringido e improbable de dichas condiciones ecológicas. Esto es sólo una aclaración del concepto de selección interna y no un criterio empírico para determinar si un ciclo ontogenético está o no acorde con las condiciones coordinativas. Si así fuese, antes de decidir si un ciclo satisface o no dichas condiciones, sería necesario ensayar todas las condiciones ecológicas posibles, naturales o experimentales, en las que podría cumplirse, y dado que éstas son infinitas, nunca podríamos llegar a una conclusión a ese respecto. Si la observación estructural directa de la coordinación interna fallida de un único organismo mutante (Whyte, 1965, p. 60) nos convence de que esa configuración constituye algo así como una autocontradicción fisiológica u ontogenética [3], podremos decir

que ese ciclo vital, por no satisfacer las *condiciones coordinativas*, no encontraría nunca condiciones ecológicas en las cuales cumplirse.

Dicho de otra forma, si por un análisis de los procesos ontogenéticos se concluye que una determinada alteración genética generaría un organismo incapaz de asegurar sus funciones vegetativas básicas, incluida la producción de gametos cuando son necesarios para reproducción o la capacidad de mitosis en el sentido más amplio del término, sin la mediación de una reformulación o un acabamiento artificial de su ontogenia conseguido con base en recursos como pulmotores, corazones artificiales, transplantes de órganos, injertos, o cualquier otro medio semejante, entonces podríamos concluir que ese organismo sería inviable en cualquier circunstancia. De esta forma, la configuración generada por esa alteración genética sería eliminada siempre por la selección interna. Ocurriría sin que para ello sea necesaria la mediación de la lucha darwiniana por la existencia.

Nótese, lo subrayo, que aquí sólo estoy considerando las funciones vegetativas básicas y la capacidad de mitosis o de producción de gametos cuando éstos son condición para la reproducción. Un ser vivo que precise de recursos extrasomáticos para asegurar otras funciones biológicas, como la distribución de gametos y no su generación, no podría ser nunca considerado como contrario a las condiciones coordinativas. Si así fuese, todos los seres vivos lo serían. La idea de condiciones coordinativas, y la distinción entre selección interna y selección natural, no son cosas incompatibles con la aceptación de la teoría de los sistemas desenvolvimientales en la que han insistido autoras como Oyama (1985), o como Jablonka y Lamb [4] (2005).

Se podría por fin objetar, como Lewontin y Caspari (1960, p. 1688) en su momento lo hicieron, que la expresión 'selección interna' puede no ser otra cosa que un nuevo rótulo para la selección normalizante, esa forma particular de selección natural que, al decir de Dobzhansky (1983, p. 409), "deja el trasfondo génico limpio de variantes genéticas incondicionalmente deletéreas o, por lo menos, reduce sus frecuencias a un mínimo irreductible"(Dobzhansky, et al., 1980, p. 103; Moya y Latorre, 2004, p. 180). Creo que aunque se pudiese establecer una equivalencia entre ambas nociones, al fin al cabo Dobzhansky está entre las referencias de Whyte, eso no le quitaría ni valor ni pertinencia

a los argumentos desarrollados en *Internal Factors in Evolution*. En todo caso, esa equivalencia permitiría pensar en modos de introducir referencias a la selección interna en los modelos de la genética de poblaciones, algo que no fue prevista por Whyte. Además de esa cuestión, es justo apuntar que los teóricos de la genética de poblaciones nunca percibieron la capacidad explicativa que la *selección normalizadora* podría tener; sólo la vieron como un factor limitador y nunca rector de los cambios evolutivos.

LAS CONDICIONES COORDINATIVAS DEFINEN LAS SENDAS POSIBLES DE LA EVOLUCIÓN

El claro lenguaje de Whyte nos permite darle una nueva formulación a una idea sobre la que insistí en el segundo capítulo. Toda innovación evolutiva posible, toda variante que pueda ofrecerse al escrutinio de la selección natural, tiene que poder corporizarse en un ciclo ontogenético capaz de satisfacer las condiciones coordinativas. Hay que recordar, claro, que éstas no sólo se refieren a la coordinación de las partes en cualquier etapa particular de la ontogenia, sino también, y sobre todo, a la propia congruencia entre dichas etapas. Las invenciones evolutivas, por eso, no sólo tienen que dar como resultado final conformaciones funcionalmente o sincrónicamente coherentes, sino que deben poder seguir pasos tales que cada uno de ellos lo sea. Por eso individualizar y cartografiar las trabas y canales que las condiciones coordinativas le imponen y le ofrecen a las invenciones evolutivas no es una tarea simple.

La ecuación general de las CC puede ser resuelta, dice Whyte (1965, p. 108), de muchas formas. Cada una de ellas impone sus propias restricciones y abre distintas posibilidades a los cambios morfológicos y funcionales que la evolución pueda producir. A pesar de que los genes homeóticos puedan indicarnos la existencia de exigencias organizacionales comunes al desarrollo de moscas y ratones (Arthur 1997, p. 161 y ss.; Allano y Clamens, 2010, p. 309 y ss.), es inevitable pensar que los constreñimientos ontogenéticos que rigen la evolución de los vertebrados no pueden ser exactamente los mismos que aquellos que rigen la evolución de los insectos. Algunos de esos constreñimientos, es cierto, tal vez puedan ser comunes, no sólo a insectos y a vertebrados, sino a

todos los animales tripoblásticos. Pero habrá otros constreñimientos que, al ser propios de los vertebrados estarán ausentes en los insectos, y otros que al ser específicos de los mamíferos estarán ausentes en los anfibios.

Esto es, dado un orden taxonómico y un suborden taxonómico a él subordinado, éste estará sometido a exigencias de la selección interna presentes en todos los otros subórdenes de dicho orden, y también estará sometido a exigencias que lo son propias. Esto no es muy distinto de lo que ocurre con la selección natural. En rigor, no hay una fuerza única que se llame 'selección natural'. Hay un conjunto indefinido y heteróclito de presiones selectivas que actúan de diferente modo sobre diferentes poblaciones, y ellas deben ser casuísticamente individualizadas. Así como deberán ser individualizadas caso a caso las presiones de la selección interna que actúan en los diferentes taxones y definen sus posibles vías de evolución. Si la expresión 'selección natural' es, en cierto modo, un rótulo que unifica el impacto evolutivo de las múltiples exigencias y oportunidades ecológicas que pautan la evolución de los diferentes linajes de seres vivos, 'selección interna' puede ser por igual un rótulo que unifica las variadas limitaciones y direccionamientos que las condiciones coordinativas le imponen a dicha evolución.

Por otra parte, el lenguaje de Whyte puede llevarnos a pensar en la selección interna como un mero filtro previo al escrutinio de la selección natural, y esto puede conducirnos a pensar que ella es sólo un factor limitante, no activamente determinante, de la evolución (Martínez, 2008, p. 83). La idea de Whyte, entonces, no serviría y hasta sería un obstáculo para permitirnos entender cómo es que los factores ontogenéticos pueden dirigir y no sólo limitar los procesos evolutivos. Esa dificultad es sólo aparente. Si la idea de un filtro refuerza la idea de restricción en detrimento de la dirección, eso también vale para el caso de la selección natural. No hay duda que este último filtro ha guiado las trayectorias de la evolución [5], y creo que lo mismo se puede decir de la selección interna.

Al retener únicamente aquello que es compatible con las condiciones coordinativas, esta otra fuerza evolutiva no sólo delimita cuáles son las sendas posibles de la evolución, sino que establece las posibles secuencias de las invenciones evolutivas y hace que

algunas de éstas sean más probables que otras. Por la acumulación de sus efectos a lo largo de la historia de un linaje, la eliminación sumaria de las ontogenias incoherentes puede orientar la evolución de dicho linaje, no sólo cerrándole algunas trayectorias, sino empujándolo por otras. Una serie debidamente conectada de represas no deja de ser un canal, y comprendiendo cómo es que la selección interna puede dirigir, o canalizar, y no únicamente limitar, o represar, los fenómenos evolutivos, llegaremos también a entender mejor cómo y por qué es que ella puede ser considerada como una causa remota y no como un simple fenómeno organísmico. En suma, será la comprensión de cómo es que la selección interna puede dirigir y no únicamente limitar los fenómenos evolutivos, lo que nos terminará de aclarar la manera por la cual las exigencias organizacionales de la ontogenia pueden erigirse en genuinas causas remotas.

Para poder ver eso con nitidez suficiente, será necesario mostrar de qué manera la selección interna puede producir cambios evolutivamente acumulables y, en cierto modo, irreversibles; cambios progresivos que se sucedan en una dirección determinada y no meras rectificaciones puntuales de desvíos fracasados. Cuando la selección interna acepta una reprogramación ontogenética en virtud de su compatibilidad con las condiciones coordinativas, esa circunstancia altera y condiciona sus futuros veredictos sobre otras reprogramaciones, y esto es así porque el primer cambio ya implicó una resolución diferente de dichas condiciones. Cambios que antes hubiesen sido aceptados ahora no lo serán y otros que antes eran imposibles ahora dejarán de serlo. A su vez, la probabilidad o la facilidad de muchas reprogramaciones ontogenéticas que antes eran accesibles será alterada, disminuida o incrementada, por la instauración de una nueva resolución de las condiciones coordinativas. El control que éstas ejercen sobre la evolución también está sometido a una historia.

Si los dictámenes, por sí o por no, de la selección interna fuesen siempre recurrentes y constantes, como los de un termostato, se podría decir que ella sólo explica por restricciones, que ella es sólo un poder limitante o negativo (Bateson, 1973, p. 375). Pero en la medida en que cada uno de esos dictámenes sienta una jurisprudencia que alterará y condicionará la naturaleza de las sentencias venideras, la comparación con el termostato ya no cabe. Éstos son

sistemas conservadores que se obstinan en preservar un mismo estado privilegiado (Cereijido, 1978, p. 175), mientras que la selección interna, al igual que la selección natural, puede alterar la definición de esos estados. Las decisiones de esa primera e inapelable corte a la que se someten las alteraciones ontogenéticas puede cambiar las vía posibles de la estampida evolutiva y empujarla por bretes sin retorno.

Creo que hay más. La selección interna, por sí misma, del mismo modo que la selección natural darwiniana, con independencia de ella, también puede producir efectos acumulativos en los perfiles de los seres vivos [6]. Dichos efectos, claro, no tienen que ver con las demandas de la lucha por la existencia. Ellos se relacionan con la seguridad y la confiabilidad de los procesos ontogenéticos. Del mismo modo en que la selección natural darwiniana no puede dejar de premiar cualquier cambio morfológico o etológico que conlleve algún incremento de aptitud, la selección interna tampoco puede dejar de premiar cambios que redunden en ontogenias menos sujetas a la eventualidad de entrar en conflicto con las condiciones coordinativas.

IRREVERSIBILIDAD Y ACUMULACIÓN EVOLUTIVA DE LOS EFECTOS DE LA SELECCIÓN INTERNA

A primera vista, el modo más fácil de producir una descendencia capaz de pasar por el filtro de la selección interna es garantizar que la información hereditaria, genética o epigenética [7] esté lo más protegida posible de cualquier perturbación que pueda producir variaciones deletéreas. Dada una población inicial de cualquier tipo de seres vivos, aquellos individuos que se reproduzcan con mayor fidelidad tenderán a tener menos probabilidades de generar ontogenias posibles de ser eliminadas por un simple y rotundo *no* de la selección interna que aquellos cuya información hereditaria esté más expuesta a ruido capaz de producir mutaciones que generen formas contrarias a las condiciones coordinativas. El relativo encapsulamiento de la información hereditaria, o de parte de ella, podría ser un efecto de la selección interna.

Es cierto, y no me olvido, que los veredictos de la selección interna no son comparativos. Los ciclos ontogenéticos no son más o menos adecuados a las condiciones coordinativas: lo son o no

lo son. Aun así, distintos organismos pueden tener probabilidades desiguales de producir una descendencia que se adecue a esas condiciones. Por eso puede decirse que, aunque sea de un modo indirecto, la selección interna estará favoreciendo cualquier propiedad que torne más estable la transmisión hereditaria, y entre dichas propiedades se podrían contar esos mecanismos de reversión mutaciones deletéreas a los que Whyte se refería y cuya existencia habría sido después confirmada por la biología molecular (Keller, 2011, p. 363).

El problema es que esa tendencia conservadora de la selección interna parece también atentar contra la capacidad de evolucionar que caracteriza a los seres vivos. A primera vista, por lo menos, esta línea de razonamiento nos llevaría a concluir que, en términos de selección interna, nada sería mejor que una ontogenia blindada contra cualquier perturbación que la pueda alterar. Esa sería, al final de cuentas, la forma más simple de evitar configuraciones contrarias a las condiciones coordinativas. Sin embargo, esa también sería una manera de tornar imposible, o muy improbable, la evolución en general. La selección interna, podríamos entonces pensar, sería una fuerza que desde el origen de la vida estaría trabajando en contra de la capacidad de evolucionar y, en consecuencia, su existencia como fenómeno biológico se vería desmentida por la variedad de formas vivas que la evolución ha generado.

Creo que es demasiado simplista pensar que el progresivo blindaje de la ontogenia sea la forma de conseguir esa seguridad de los procesos ontogenéticos hacia la que obstinadamente debe tender la selección interna. Para entender por qué, es necesario recordar un aspecto fundamental y desde hace mucho tiempo reconocido de los seres vivos; me refiero a su organización jerárquica. No todas las estructuras y rasgos de los seres vivos tienen la misma importancia organizacional, y aquellos que son organizacionalmente menos importantes —como Cuvier (1817, pp. 10-11) ya lo decía cuando enunciaba su principio de la subordinación de los caracteres (Le Guyader, 2000)— pueden variar en mayor grado que aquellos que son organizacionalmente más importantes o dominadores (Caponi, 2008a, pp. 64-5). Así, podemos pensar ahora, cuanto menos importante sea un carácter, más indiferente será la selección interna, tanto en lo que toca a sus variaciones

como en lo que toca a su variabilidad. Ella dejará pasar más variantes de los mismos, y así ella no tendrá cómo premiar su estabilidad.

Esta última, no obstante, continuará siendo premiada en esos caracteres organizacionalmente más importantes que a menudo se configuran en las fases más tempranas de la ontogenia (Arthur, 2004a, p. 133; Chaline, 2006, p. 324). Cuanto más importantes sean esos caracteres, mayor será la propensión a mantener su estabilidad. La constancia evolutiva de las homologías y de los grandes *bauplanes* puede ser así explicada, por lo menos parcialmente, como un resultado de la selección interna. Al hacer eso sólo estaríamos insistiendo en la tesis que sostiene que esas estructuras más estables no deben considerarse como el simple remanente de una forma ancestral común que la selección natural habría dejado por ahora intocado, sino como el resultado de constreñimientos ontogenéticos. Serían los caracteres de importancia secundaria que resultan más variables y que en general surgen en etapas tardías de la ontogenia (Arthur, 2004a, p. 153), los que ofrecerían las alternativas a ser explotadas por la selección natural [8]. Sería en ese espacio de lo organizacionalmente secundario que la selección natural encontraría su campo de maniobras.

De esta manera, la divergencia morfológica seguiría siendo explicada por la intervención de la selección natural. La semejanza entonces ya no sería explicada, por lo menos no exclusivamente, por mera filiación común. Ahora también podríamos explicarla como un producto de la selección interna. Creo que se puede ir todavía un poco más lejos y pensar que la selección interna es capaz de hacer algo más que simplemente dejar un margen, o un simple residuo, de variabilidad para ser explotado por la selección natural. Incluso como resultado de su inevitable tendencia a incrementar la robustez de los procesos ontogenéticos, la selección interna también podría propiciar y no sólo tolerar propiedades organizacionales capaces garantizar y de ampliar la evolucionabilidad, la capacidad de evolucionar, de las formas orgánicas [9].

El blindaje de estructuras no es el único modo de incrementar su robustez. Sea cuál sea el tipo de sistema o de proceso al que nos estemos refiriendo, biológico, social o tecnológico, la rigidez no es el único modo de garantizar su estabilidad, y en general nunca es el más eficiente. Si no, que lo diga André Maginot y sus fortifica-

ciones. Existen otras propiedades organizacionales que la selección interna también puede premiar. Ellas tienen que ver más con la flexibilidad y la complejidad que con la rigidez y la simplicidad. Un ejemplo de ello es la redundancia y otro ejemplo es la modularidad o compartimentalización organizacional [10]. Ambas propiedades, he ahí lo que me interesa mostrar, capaces de ensanchar los márgenes de evolucionabilidad (Reiss, 2009, p. 330; Arthur, 2011, p. 28).

Un incremento en la complejidad de un ser vivo producido por la simple multiplicación, funcional y ontogenéticamente innecesaria y por eso redundante pero no deletérea, de una estructura organizacionalmente importante puede ser también un recurso para incrementar la seguridad de los procesos ontogenéticos (Arthur, 2004a, p. 154; 2006, p. 138). Las ontogenias que incorporasen esas redundancias tolerarían cualquier falencia en la estructura originaria, mucho mejor que aquellas que no las presenten y, por eso, ellas tendrían más posibilidades de pasar por el filtro de la selección interna. Además de operar como un reaseguro de la ontogenia, y ahí está el punto en cuestión, esa redundancia puede también generar un incremento en la capacidad de evolucionar de los linajes a los que esas ontogenias se adscriben (Müller, 2007a, p. 944; Wagner, 2010, p. 205).

Una vez favorecidas por la vigilancia de la selección interna, algunas de esas estructuras redundantes pueden ser cooptadas y trabajadas por la selección natural para cumplir con otras funciones (Arthur, 2004a, p. 154; 2006, p. 140), y si esas funciones se transforman, a su vez, en algo organizacionalmente muy importante se crearán condiciones propicias para que la selección interna también premie su redundancia y para que a continuación la selección natural cincele también algunas de esas nuevas estructuras en virtud de otras posibles funciones (Allano y Clamens, 2010, p. 315). La selección interna, sobre todo si es potenciada por la selección natural, es capaz de desencadenar y sostener un espiral de complejidad creciente, y ese espiral funcionará también como un espiral de incremento en la posibilidad de evolucionar de los linajes afectados.

Por su parte, para que la selección natural pueda cooptar y trabajar esas estructuras redundantes, es necesario que las modificaciones que ellas sufran no afecten el funcionamiento y el

desarrollo de sus homólogas. Si es cierto que una correlación demasiado estricta de las partes constituye un obstáculo para la evolución en mosaico producida por selección natural (Gould, 1984, p. 109; Schlosser y Wagner, 2004, p. 1), también es cierto que esa correlación demasiado estricta es, desde antes, una propiedad organizacionalmente peligrosa y por eso también pasible de ser limitada por la selección interna. En lo que a eso atañe, la selección interna puede allanarle el camino a la selección natural, a la selección sexual y a la propia deriva génica. Ella puede ir en contra de esa correlación rígida y abrir aun más el espacio para el juego de la evolución.

Organismos donde cualquier cambio en una de sus estructuras o fases de desarrollo pueda afectar a las demás son más propensos a sufrir mutaciones deletéreas que aquellos en donde una estructura puede cambiar sin implicar un cambio en el conjunto. Por eso, un sistema constituido por módulos, o compartimientos funcionales relativamente autónomos, será más seguro que uno absolutamente integrado [11]. Organismos cuyas estructuras presenten 'por azar' cierto grado de independencia funcional y ontogenética, tenderán a producir una descendencia que pasará más fácilmente el filtro de la selección interna que la descendencia de aquellos que no presenten esa propiedad que, además de ser un reaseguro para la ontogenia, también es clave para la evolucionabilidad (Sterelny, 2007, p. 173). Módulos separados pueden ser mejor trabajados por la selección natural y se prestan sin mayores riesgos a los avatares de la deriva génica. La modularidad, vista desde el punto de vista de los factores evolutivos clásicos, es una condición de posibilidad de la evolución, aunque vista desde la perspectiva de la selección interna es un efecto o un resultado de esa evolución.

LOS DARWINISTAS SON DE MARTE; LOS ESTRUCTURALISTAS SON DE VENUS

Hasta aquí he mostrado dos cosas diferentes, y ambas muy importantes. Una es que la selección interna puede, e incluso, debe jugar a favor de la capacidad de evolucionar. La otra es que hay propiedades, como la complejidad y la modularidad, que la selección interna puede propiciar y acentuar con independencia de la

selección natural. Esto último justifica a Whyte (1965, pp. 66-67) cuando dice que la omnipresente vigilancia que las condiciones coordinativas ejercen sobre la ontogenia es capaz no sólo de controlar, sino también de promover cambios evolutivos, aun en ausencia de toda selección natural. En circunstancias muy particulares, en donde por sobreabundancia de recursos disponibles no se da el caso de que nazcan más individuos de los que pueden sobrevivir, la selección natural darwiniana queda en suspenso, y en esas condiciones —que podrían ser las del origen de la vida— aparte de la deriva génica, la única fuerza que controlará e impulsará el cambio evolutivo será la selección interna.

Ese control, lejos de limitarse a evitar que surjan variantes contrarias a las condiciones coordinativas, también acabará propiciando esas características que hacen que los ciclos ontogenéticos sean más seguros, y esto podrá producir un incremento de la complejidad y de la variedad, sin que sea preciso atender a las exigencias de la selección darwiniana. No debemos hacernos muchas ilusiones, sin embargo, sobre la perdurabilidad de ese paraíso *whytiano*. En ese orden de abundancia, las formas ontogenéticamente robustas, producidas por la propia selección interna, se multiplicarían rápidamente, y como resultado de esa misma multiplicación, la abundancia se trastocaría en dura y cruel escasez malthusiana.

La selección interna, podemos decir, crea las condiciones para la ocurrencia de la selección natural en un doble sentido. Por un lado, la selección interna genera seres complejos y modulares que se prestan más dócilmente al juego de la selección natural y, por otro, tiende a abarrotar el mundo de seres que, por su misma robustez ontogenética, se vuelven ecológicamente frágiles por el simple hecho de estorbarse mutuamente. Así pues, la fertilidad venusiana de la selección interna genera el orden marcial en el que aparece y se hace necesaria la selección natural.

Darwin (1859, p. 77) nos enseñó, y la ecología más tarde vino a confirmarlo, que el reto más acuciante e inmediato que los seres vivos deben enfrentar es aquel que le plantean los otros seres vivos que amenazan con comérselos o con dejarlos sin comida y sin los demás recursos necesarios para perpetuarse (Canguilhem, 1965, p. 137; Canguilhem, et al., 1962, p. 31). Por eso, todo lo que asegura las condiciones generales y básicas para la existencia y la prolife-

ración de seres vivos, también contribuye a que entre ellos se entable una cruel lucha por la existencia. Es entonces a la selección natural y no a la selección interna, o a las leyes de la autorganización, que debemos recurrir para explicar todas esas singularidades morfológicas y etológicas que permiten que los seres vivos respondan, de formas tan disímiles, a esa lucha que entre ellos se entabla en virtud de su propia tendencia a proliferar (Lalande, 1930 p. 80; Lorenz, 1993, p. 140).

Si las leyes de la autorganización contribuyen a la conformación de seres termodinámicamente robustos [12], y la selección interna los hace ontogenéticamente seguros, entonces el accionar de esos dos factores, al contribuir con la multiplicación de la vida, lejos de quitarle margen a la selección natural, necesariamente garantiza que se cumplan las condiciones para que esta última exista y haga su trabajo. El *At Home in the Universe* de Kauffman (1995, p. 69), siempre es importante decirlo, puede ser una verdad física, pero es una falsedad ecológica y evolutiva. Si llegar al mundo se hace muy fácil, permanecer en él siempre será un infierno. Eso lo sabe cualquiera. Nacer hasta puede ser fácil, lo difícil es no morir. La causa de ello no está tanto en la influencia disgregante de lo inerte, sino en la amenaza de lo vivo sobre lo vivo.

Un mundo venusiano, de formas física y ontogenéticamente robustas, como las que los internalistas-estructuralistas gustan de apuntar (Fodor y Piatelli-Palmarini, 2010, p. 42), siempre deviene un mundo marciano, darwiniano, superpoblado por vivientes ecológicamente frágiles y perpetuamente amenazados por el infierno de la lucha por la existencia. Es en ese orden de cosas que la selección natural aparece haciendo sus propias opciones; modelando seres que a su coherencia ontogenética y a su putativa robustez termodinámica le añadan una imprescindible competitividad ecológica. Por eso, lo habitual, lo típico es que selección interna y selección natural trabajen simultáneamente; ésta preservando la adecuación del viviente a las exigencias del entorno y aquélla preservando su adecuación a las condiciones coordinativas. Es posible, con todo, representar esa *división de tareas* como una secuencia quizá más lógica que temporal:

variación genética → selección interna ⇒ variantes fenotípicas → selección natural

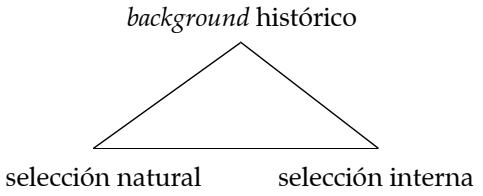
UNA REFORMULACIÓN DEL TRIÁNGULO APTATIVO

Es preciso remarcar, por otro lado, que las formas biológicas no sólo están codeterminadas por la selección interna y la selección natural. Incluso si hacemos abstracción de las tendencias autorganizadoras de la materia, de las formas genéricas que dichas tendencias puedan promover y de otros factores evolutivos como la deriva génica o la selección sexual, tendremos también que asumir que las formas biológicas siempre están condicionadas por el peso de su propio pasado. El punto de partida real o efectivo de cualquier secuencia de fenómenos evolutivos es siempre muy importante. Eso no sólo tiene que ver con la naturaleza de las variantes que un linaje puede generar como alternativas para su propia evolución, sino que también con los posibles dictámenes que la selección natural y la selección interna vengan a establecer sobre dichas variantes y sobre las variaciones hereditarias que las desencadenan.

Lo que se aceptará como organizacional u ontogenéticamente viable dependerá de cuál es la configuración que sirve como punto de partida del proceso, y lo que se premie o castigue como ecológicamente ventajoso o desventajoso dependerá también del pico adaptativo ocupado por la población en análisis. La historia de los seres vivos nunca puede ser olvidada y sus marcas también determinan las sendas que la evolución podrá tomar en cualquier coyuntura particular (Schlosser, 2007, p. 119). Esas marcas son el decantado de los dictámenes anteriores de la selección interna y de la selección natural. No por eso ellas dejan de condicionar a todos sus dictámenes venideros. Selección interna y selección natural están siempre condicionadas por lo que ellas mismas ya hicieron con los seres vivos en el pasado. No pueden borrar lo que ellas mismas hicieron con los seres vivos.

A cada momento de su evolución, las configuraciones de los seres vivos, podemos entonces decir, son la resultante de las exigencias organizacionales, o internas, de las exigencias ecológicas, o externas, y de la propia estructura que esos seres han heredado de sus ancestros (Shubin, 2009, p. 109). Esa triada de codeterminantes de las formas orgánicas podría ser captada en una versión modificada en la letra, no en su espíritu, de aquello que Stephen Jay Gould (2002, p. 259 y p. 1052) llamó ‘triángulo

aptativo' (Breuker, et al., 2006, p. 489; Martínez, 2008, p. 97). Esta sería así:



En una biología evolucionaria integral, los perfiles de los seres vivos no sólo deben ser considerados como respuestas a las exigencias ambientales externas que promueven la selección natural [vértice izquierdo, darwiniano, marciano], sino también comprendidos en términos de las exigencias de coherencia organizacional que se concretizan en la selección interna [vértice derecho, internalista o estructuralista, venusiano]. Asimismo, es necesario no olvidar que ambos procesos selectivos tienen siempre como punto de partida el producto acumulado de sus dictámenes anteriores. Hay siempre una estructura heredada de un momento anterior que no puede dejar de ser considerada a la hora de entender cualquier configuración efectiva de los seres vivos. Toda trayectoria en el morfoespacio tiene un punto de partida que nunca puede ser ignorado. El pasado siempre compromete, y muchas veces nos condena.

Pero, además de permitirnos una presentación unitaria y particularmente clara del modo en que las exigencias organizacionales de la ontogenia pueden conjugarse con la selección natural, pautando el cambio evolutivo, las tesis de Whyte pueden prestarnos un último y muy valioso servicio epistemológico. Pueden mostrarnos que al postularse un control de la filogenia por parte de la ontogenia, como de hecho ocurre en la biología evolucionaria del desarrollo, no se está propiciando el retorno a eso que Elliott Sober (1984, p. 147 y ss.) y Richard Lewontin (1985, p. 85 y ss.) caracterizarían como una explicación transformacional de la evolución. Al entender el sesgo ontogenético como un resultado de la selección

interna, podemos ver que la evo-devo también adopta lo que esos autores definirían como una perspectiva variacional o seleccional.

Una perspectiva que sin ser asimilable o reducible a la darwiniana, tampoco es incompatible con ella y, por eso, puede funcionar perfectamente como su complemento. Es pasible, incluso, de integrarse con ella en modelos explicativos concretos. Modelos en los cuales la selección interna, junto a la selección natural y los demás factores clásicos del cambio evolutivo sean considerados como variables conmensurables y articulables de un mismo paralelogramo de fuerzas (Müller, 2007a, p. 948). La reformulación del triángulo aptativo que aquí acabo de presentar ya apunta en la dirección de esa integración y de esa articulación de explicaciones. La idea de que la biología evolucionaria del desarrollo obedece a un modelo teórico de corte variacional [afín al darwiniano] que presentaré en la próxima sección, puede corroborar la factibilidad de esa convergencia. Esa biología, de todos modos, sólo podrá ser el resultado del trabajo efectivo de los biólogos evolucionarios. Aquí únicamente se tratará de mostrar por qué puede esperarse que ella va a ocurrir.

EL COMPROMISO SELECCIONISTA DE LA BIOLOGÍA EVOLUCIONARIA DEL DESARROLLO

De acuerdo con lo que Richard Lewontin (1985, p. 86) y Elliott Sober (1984, p. 149) apuntaron, los procesos de cambio que ocurren en cualquier sistema, natural o social, pueden ser explicados apelando a dos tipos de teorías: por un lado, las transformacionales o desenvolvimientales, por otro, las variacionales o seleccionales. Las primeras intentan explicar la evolución de un sistema en virtud de cambios simultáneos y conjugados que ocurren en todos y en cada uno de sus componentes. Las segundas explican los cambios del sistema en virtud de alteraciones en las proporciones de sus componentes. Estos componentes, se piensa, difieren los unos de los otros en ciertas características, varían, y el conjunto como un todo se modifica a causa de una alteración en la representación proporcional de las diferentes variantes, cuyas propiedades específicas permanecen inalteradas (Lewontin, 2000, p. 9).

Ese fue el caso, según ambos autores, de la evolución biológica. Para explicar este fenómeno se intentaron ambas vías, la seleccional, propuesta por Darwin y la transformacional, primero ensayada por Buffon [13] (1766), seguida por Lamarck (1802) y por Etienne Geoffroy Saint-Hilaire [14] (1833) para ser finalmente retomada por todos aquellos que, al acabar el siglo XIX e inicios del siglo XX, intentaron desarrollar teorías contrarias o complementarias al darwinismo. La visión transformacional de la evolución es, en realidad, el *verdadero otro* del darwinismo, y es en contra del obstáculo desarrollista que el pensamiento debe enfocarse para poder pensar darwinianamente (Caponi, 2005).

Como ejemplo paradigmático de explicación transformacional es inevitable citar nuestra concepción de la ontogénesis. Un embrión se desarrolla en virtud de una multitud de cambios paralelos y conjugados que ocurren en las células que lo componen. Éstas se multiplican y se diferencian siguiendo determinadas pautas y trayectos, y el resultado total de ese proceso es el desarrollo del organismo (El Hani y Almeida, 2010, p. 13). Frente a esto, pueden ser citados ejemplos de otra naturaleza. Si afirmamos que "como grupo, las personas de setenta años son más canosas y más olvidadizas que el conjunto de las que tiene treinta y cinco años, porque la mente y el cuerpo de todos los individuos envejecieron", estamos dando una explicación transformacional del estado general de ese grupo de personas (Lewontin, 2000, p. 8). En ambos casos, el sistema total, organismo o grupo humano, se alteró porque así lo hicieron paralelamente todos, o la mayor parte, de sus elementos.

En contrapartida, si decimos que el tamaño medio de una carga de arbejas se incrementó porque fue pasado por una criba que eliminó las arbejas menores, estamos dando una explicación seleccional de ese cambio. En este caso, el sistema [el cargamento] se modifica porque, por la mediación de un proceso selectivo, se altera la frecuencia y la proporción de sus componentes [las arbejas]. Estos componentes, se supone, no padecieron individualmente ningún cambio de tamaño. Las arbejas individuales siguieron teniendo el tamaño que tenían. El ejemplo de un proceso de criba es pertinente porque las explicaciones seleccionales suponen siempre alguna suerte de "proceso eliminatorio, en el cual algunas variantes persisten en cuanto otras desaparecen, y

de ese modo la naturaleza del conjunto cambia sin ningún cambio sucesivo en los elementos individuales" (Lewontin, 1985, p. 86). En lo que atañe a nuestro asunto, el mejor modo de entender la distinción entre explicaciones transformacionales y seleccionales es la comparación entre la teoría transformacional de Lamarck y la teoría seleccional de Darwin.

En la teoría de Lamarck, "las especies se alteraban en el tiempo porque cada organismo individual en el interior de la especie sufría los mismos cambios" (Lewontin, 1985, p. 85). En esta teoría, bien lo dice Lewontin (1985, p. 85), los organismos individuales son "los sujetos de los cambios evolutivos". Las transformaciones que en ellos ocurren son las que, por acumulación, "producen la evolución". De esa forma, aquel que explique esas alteraciones ontogenéticas podrá también explicar el fenómeno evolutivo congregando esas narraciones de procesos individuales de desarrollo en una explicación del fenómeno colectivo. En las teorías transformacionales, la explicación de la evolución no deja de ser un asunto de causas próximas, cuyo accionar se refleja en los organismos individuales. Son ellos los que cambian, y es la simple suma de esos cambios individuales lo que produce la evolución. En este esquema, la ontogénesis es la causa de la filogénesis.

De otro lado, "la teoría darwiniana de la evolución orgánica se basa en un modelo variacional" (Lewontin, 2000, p. 9). En ella, el fenómeno evolutivo ni puede, ni necesita, ser explicado por congregación de narraciones de procesos individuales de transformación. De acuerdo con esta teoría, una población "se modifica no porque cada individuo pase por desarrollos paralelos durante la vida, y sí porque existe variación entre los individuos y algunas variantes producen más descendientes que otras" (Lewontin, 2000, p. 9). Lo que aquí se modifica es el linaje y lo que explica la evolución es esa modificación. Aquí estamos en el dominio de las causas remotas. "A diferencia de la historia transformacional —ya lo ha dicho Sober (1984, p. 155)— el enfoque seleccional no explica el hecho de nivel poblacional por agregación de explicaciones individuales". Darwin, "en lugar de ensamblar narraciones ontogenéticas individuales en una única explicación de un hecho poblacional —dice también Sober (1984, p. 150)— planteó la cuestión en un nivel irreductiblemente poblacional". Y fue en ese mismo nivel que la resolvió.

Con Darwin, como ya lo vimos en el capítulo anterior, las poblaciones, entendidas como linajes, emergen y se instituyen como objetos de experiencia específicamente biológicos, desplazando así al organismo y a la perspectiva fisiológica del centro de la escena. Asumiendo la perspectiva propuesta por la teoría de la selección natural, la razón de ser del fenómeno biológico debía ser buscada no ya en el funcionamiento y en la constitución del organismo individual, sino en la historia de las poblaciones. Fue, pues, el rechazo de esa subordinación o de ese desplazamiento de la fisiología lo que motivó todas las tentativas de articular una teoría alternativa de la evolución. La fisiología, hasta ese momento la disciplina rectora de todo el campo de las ciencias de la vida (Guillo, 2003, p. 227 y ss.), parecía ciega para aquello que se pretendía erigir en la clave de todos los fenómenos biológicos. Es decir, la fisiología era ciega para la selección natural y esto no era fácilmente aceptable.

Era necesario dar una respuesta en defensa de la autoridad de la fisiología. Era necesario articular o una teoría definitiva de la evolución alternativa al darwinismo, o un complemento que le restituyese sus prerrogativas a la perspectiva fisiológica. Fue esto último lo que siempre buscaron, sin éxito, las teorías transformacionales de la evolución. En general, no cuestionaban la existencia de la selección natural, sino que tendían a minimizar su papel y su capacidad para producir y guiar los grandes cambios evolutivos. Otras fuerzas debían ser apuntadas y ser visibles para el fisiólogo. Debían inscribirse en el registro de las causas próximas. Siguiendo así la senda ya antes marcada por Lamarck y por Geoffroy Saint-Hilaire, las teorías transformacionales intentaron explicar la evolución apelando a fuerzas y a factores actuantes y observables en el propio viviente individual [15].

Además de pretender restituir los derechos de la fisiología, las teorías transformacionales tenían la virtud de presentar a la evolución como un proceso no contingente, un proceso que seguía direcciones previsibles (Alberch, 1998, p. 208). Era así, pues según ellas, la evolución debía seguir y profundizar los caminos y las secuencias del desarrollo ontogénetico. Como varias veces lo recordé en este libro, un organismo, a diferencia de una población, es un sistema cuyas partes guardan cierta cohesión y cuyo desarrollo necesariamente sigue ciertos canales prestablecidos.

No todo puede ocurrirle a un organismo y sus cambios o transformaciones posibles deben sobrevenir en su debido momento y en etapas determinadas. Por eso, si los cambios evolutivos deben primero ocurrir en los propios organismos individuales, esa cohesión interna, esas etapas y esa canalización de los procesos de desarrollo acabarán limitando y, en cierto modo, guiando el propio camino de la evolución. La ontogénesis fijaría así la pauta de la filogénesis (Caponi, 2005).

Lo interesante y lo que puede resultar problemático es que esta última idea hoy parece estar de vuelta (El Hani y Almeida, 2010, p. 19). Incluso, mucho de lo que aquí se dijo parece corroborar esa impresión. Sin ninguna duda, la biología evolucionaria del desarrollo supone que la ontogenia, de alguna manera, pauta y encausa a la filogenia y, a primera vista, he ahí el problema. Eso podría estar implicando el retorno a una explicación desarrollista o transformacional del cambio evolutivo. Estaríamos ante una explicación refractaria al carácter variacional de la teoría darwiniana y por eso difícilmente articulable con ella. La biología evolucionaria del desarrollo, al no olvidar que todo cambio evolutivo debe corporizarse antes en una alteración ontogenética viable, parecería querer explicar los fenómenos evolutivos considerándolos como el agregado o la resultante de cambios ocurridos a nivel del organismo individual. Hasta se podría pensar que es ahí en donde reside la razón más profunda de las desavenencias entre los darwinistas ortodoxos y esos nuevos *amigos del desarrollo* que hoy agitan el panorama de la biología evolucionaria (Depew y Weber, 1995, p. 393).

Con todo, para que la biología evolucionaria del desarrollo pueda ser considerada como un verdadero retorno al desarrollismo, sería necesario pensar que sus posiciones presuponen que las exigencias organizacionales de la ontogenia son capaces de instruir la oferta de variaciones hereditarias que desencadenarán las diferentes reprogramaciones de la ontogenia que puedan ocurrir. Ese no es el caso. Más allá de la identificación de algunos mecanismos limitados de reparación del material hereditario, y de reversión de mutaciones deletéreas, lo que se presume es que la ontogenia padece, sin dirigir, las variaciones que bien o mal la modifican. Los teóricos de la evo-devo son a este respecto, tal como Whyte lo era, bastante ortodoxos; su visión no se aparta de

lo ya concensuado por la teóricos de la nueva síntesis (Merlin, 2011, p. 88 y p. 107). Ellos no piensan que la ontogenia pueda autorreprogramarse en función de sus propios requerimientos organizacionales. Eso, además, es algo que ya está implícito en la idea de constreñimiento ontogenético.

Desde el momento en que ese constreñimiento se sitúa en la oferta de variantes ofrecidas como posibilidades de cambios evolutivos (Maynard Smith, et al., 1985, p. 269) y no en la oferta de variaciones hereditarias, se está presuponiendo que estas últimas escapan al control de la ontogenia. Hay más variaciones que aquellas que las exigencias organizacionales de la ontogenia pueden tolerar, y es justamente la inviabilidad de muchas de ellas que genera esa oferta sesgada de variantes sobre las que la selección natural tendrá que operar después. Las exigencias organizacionales de la ontogenia definen la oferta de variantes y no la oferta de variaciones. A ésta sólo la limitan, la filtran. La diferencia entre ambas cosas es importante y no puede ser ignorada. Por autoinmolación de las ontogenias fallidas, las exigencias organizacionales de la ontogenia seleccionan variaciones, pero no las dirigen. Las ontogenias individuales, en todo caso, sufren las variaciones, y conforme las toleran o no, se va generando la oferta de variantes que permitirá que la evolución ocurra.

He ahí otro aspecto de la biología evolucionaria del desarrollo, cuya visualización se facilita apelando al lenguaje de Whyte. La idea de selección interna nos permite ver que el modelo de cambio de la evo-devo es seleccionista y no instructivista (Medawar, 1961, p. 22; Merlin, 2010, p. 16), variacional y no transformacional [16]. El internalismo adoptado por la biología evolucionaria del desarrollo (Azkonobieta 2005, p. 13; Schlosser 2007, p. 114), la idea tan cara a Whyte de que no sólo las exigencias externas o ambientales son las que definen los perfiles de lo viviente, tal vez puede permitirnos hablar de un retorno del organismo (Arthur, 2004a, p. 194) en la biología evolucionaria; aunque lo cierto es que éste no regresó para tener el papel de agente o sujeto de la evolución que tenía en la teoría de Lamarck.

Lejos de producir las modificaciones que orientarán la evolución, lejos de instruir a la filogenia, las ontogenias individuales continúan siendo meros ensayos o, si se prefiere, experimentos cruciales en donde las alternativas de cambio son testadas no

virtud de sus ventajas ecológicas, sino en función de su viabilidad ontogenética. Lo interno, lo organísmico, es ahora una instancia de selección que tiene una lógica propia y relativamente independiente de la selección natural. No por eso el organismo ha vuelto a ser el ordenador, la guía o el modelador de la generación de las variaciones que puedan surgir. Muchas de éstas pueden tener su causa en las condiciones en que los progenitores del organismo en formación desarrollaron sus existencias (Jablonka, 2011b, p. 223), pero, como ya lo ha mostrado Francesca Merlin (2010), eso no garantiza su aceptabilidad organizacional o ecológica. Continuamos, por eso, dentro del modelo variacional (Merlin, 2010, p. 16). La novedad tiene una fuente última, que es ruido, y la evolución se orienta por la modulación selectiva de ese ruido.

V.
COLOFÓN

Lejos del económico y elegante conjunto de leyes que caracteriza a las teorías físicas (Sober, 1984, p. 51), las teorías de la biología evolucionaria funcionan, es decir, explican los hechos que ellas se proponen dar cuenta con base en un heteróclito y siempre creciente conjunto de mecanismos causales particulares que parece refractario a una presentación unitaria y sistemática. Eso puede desdibujar los perfiles de dichas teorías. Tal caracterización vale tanto para la teoría de la selección natural como para esa otra teoría que está siendo delineada en el campo de la biología evolucionaria del desarrollo (Arthur, 2011, p. 28). Prestar atención a los ideales de orden natural en los que se apoyan permite que esos contornos se hagan un poco más nítidos. Aunque heterogéneos y difusos, la especificidad y la unidad de los conjuntos de recursos explicativos que esas teorías movilizan puede entreverse considerando los ideales de orden natural que les dan sentido.

Fueron precisamente esa especificidad y esa unidad las que aquí nos permitieron hablar de dos teorías diferentes y relativamente autónomas, aunque complementarias, sobre los fenómenos evolutivos. Una reconocida, la teoría de la selección natural, y otra ya activa, aun no claramente percibida, que es aquella insinuada en las investigaciones y en los resultados de la evo-devo. Esa complementariedad, por otra parte, también puede ser reconocida en el análisis del tipo de causalidad al que una y otra teoría apelan para explicar los fenómenos por ella estudiados. Ambas, según vimos en el tercer capítulo, proponen explicaciones por causas remotas que pueden converger en un mismo emprendimiento cognitivo de naturaleza eminentemente histórica. Tanto la teoría de la selección natural como la biología evolucionaria del desarrollo, que hasta me siento tentado de llamar *teoría de la*

selección interna, apuntan al objetivo de reconstruir y explicar las trayectorias evolutivas efectivamente seguidas por los distintos linajes de seres vivos que habitan o habitaron la Tierra. Para ello, ambas pueden desplegar recursos teóricos que podríamos caracterizar como 'nomotéticos', aunque su intensión última es predominantemente ideográfica.

Por otro lado, además de esa convergencia en un interés histórico por las causas remotas de los fenómenos evolutivos, ambas teorías se aproximan, y se muestran como capaces de articularse entre ellas, en virtud de su carácter variacional o seleccional. La recuperación de las tesis de Whyte que fue hecha en el capítulo final no sólo nos permitió entender esto último, sino que además nos dejó percibir claramente el carácter determinante, y no meramente limitante, que el desarrollo puede jugar en la evolución. Si desde un punto de vista empírico, los teóricos de la evo-devo no tienen por qué esperar mucho de la obra de Whyte, desde un punto de vista epistemológico, ésta puede contribuir sustancialmente al análisis de ese nuevo campo de la biología evolucionaria. Fue por eso que recurrí a ella en este capítulo final. El lenguaje de Whyte me permitió delinear una presentación de la biología evolucionaria del desarrollo que justifica y aclara lo que sobre ella se dijo en los capítulos precedentes.

Creo haber mostrado, por otra parte, que el surgimiento de la evo-devo no conduce a nada que merezca ser retratado, o anunciado, como una crisis de la biología evolucionaria. Las novedades en curso son sin duda importantes, si bien, lo señalan Massimo Pigliucci y Gerd Müller (2010, p. 10), apuntan más a una ampliación que a una revisión radical de lo hasta aquí hecho en esa disciplina. Esto vale, sobre todo, para el caso de la teoría de la selección natural. Lejos de estar en crisis o de ser puesta en cuestión por los trabajos en evo-devo, la teoría de Darwin continúa siendo, como dice Wallace Arthur (2004a, p. 71), uno de los pilares fundamentales de la sabiduría biológica. Ella es, y todo indica que lo continuará siendo, el más antiguo, y no por ello no el menos elaborado o el menos sólido, de los pilares de una biología evolucionaria que está en pleno proceso de expansión.

Los seres vivos no sólo exhiben caracteres divergentes. Esos caracteres muy a menudo también suelen presentar la peculiaridad de estar insidiosamente adaptados a la miríada cambiante de

exigencias ecológicas a la que los diferentes linajes de seres vivos están sometidos (El Hani y Almeida, 2010, p. 35), y para explicar esa divergencia y esa adecuación no se cuenta con nada mejor que la selección natural (Maynard Smith, 1998, p. 24). La biología evolucionaria del desarrollo llegó para quedarse, pero tendrá que compartir alojamiento con la teoría de la selección natural.

Lo que sí puede decirse que está en crisis, en todo caso, es una visión, en su momento inevitable pero ahora manifiestamente limitada, de lo que puede llegar ser la ciencia de la evolución. En ésta, ahora podemos verlo, hay lugar para más cosas, sobre todo para más preguntas, que las previstas por el neodarwinismo y por la filosofía de la biología que lo erigió en el patrón de lo que biología evolucionaria debía y podía ser. Por eso, como consecuencia y correlato inevitable del ensanchamiento del cuestionario de los estudios evolutivos que está en curso, también debe sobrevenir, como lo ha reclamando Ron Amundson (2005), una revisión de esa imagen de la biología evolucionaria y de su historia, que la filosofía de la biología construyó bajo la hegemonía neosintética (Depew, 2010, p. 10).

Esta tarea, es cierto, es más difícil y menos entretenida que responder a las pamplinas del diseño inteligente, además de que será mucho más provechosa. Lo será tanto por su contribución al propio desarrollo de la biología evolutiva, como por el auxilio que puede prestar en la enseñanza de esa disciplina (El Hani y Almeida, 2010, p. 36). Esta última, quiero decirlo, no es una cuestión menor. Las transformaciones en curso conllevan un nuevo modo de hacer biología evolucionaria, y esto exigirá un modo novedoso de enseñar esa ciencia. La reflexión epistemológica puede contribuir a esa reformulación, y creo que este libro ha sido un paso mínimamente significativo, no del todo torpe, en esa dirección.

NOTAS

INTRODUCCIÓN

1 Sobre las polémicas suscitadas por la sistemática filogenética, ver Janvier (1986) y Tassy (1998a).

2 Sobre las polémicas sobre las relaciones entre micro y macroevolución, ver Folguera (2010); también Devillers y Chaline (1993, p. 219 y ss.). Sobre el caso particular de la llamada teoría de los equilibrios puntuados, ver Eldredge (1995, p. 93 y ss.); Tillier (1998, p. 53 y ss.); Sterelny (2001, p. 109 y ss.), y Ayala y Ruiz (2002, p. 171 y ss.).

3 Al respecto de la teoría neutralista, y de su compatibilidad con la teoría de la selección natural, ver Kreitman (1997, p. 108); Tort (1997, p. 121); Devillers y Chaline (1993, p. 360); Chaline (2006, p. 211); Plutynski (2007, p. 135), y Allano y Clamens (2010, p. 138).

4 Respecto de la hegemonía de la nueva síntesis, y del lugar acordado en ella a la teoría de la selección natural, ver, por ejemplo, Buican (1989, p. 214 y ss.); Panchen (1992, p. 270 y ss.) Kutschera y Niklas (2004, p. 261 y ss.); Brzozowski (2006, p. 148 y ss.); Chaline (2006, p. 208 y ss.); Smocovitis (2010, p. 52 y ss.), y Ricqlès (2010, p. 35 y ss.).

5 Se podría pensar que esto vale, incluso, para toda la filosofía de la biología. En la medida en que el objeto privilegiado de este dominio particular de la filosofía de la ciencia ha sido la propia biología evolucionaria (Gissis y Jablonka, 2011a, p. 297), se puede decir que, desde 1960 en adelante, la filosofía de la biología ha sido, en su mayor parte, una reflexión epistemológica sobre la teoría de la selección natural.

6 Hubo evolucionistas predarwinianos, claro (Guyenot, 1941, p. 381 y ss.; Buican, 1989, p. 41 y ss.). Pero antes de 1859 no existía un campo disciplinar orientado a la reconstrucción de la senda de la evolución y al establecimiento de los mecanismos allí implicados (Bowler, 1996; Caponi, 2011a).

7 Al respecto, ver Hall (2004, p. ix); Müller (2007a, p. 947); Ameisen (2009a, p. 8), y Martínez (2009, p. 152).

8 Ver De Beer (1966, p. 136); Sterelny (2000, S369), y Reiss (2009, p. 326).

9 Sobre el interés de los evolucionistas del siglo XIX por la embriología, ver Houssay (1922, pp. 128-9); De Beer (1958, pp. 3-13); Gould (1977, pp. 69-114); Devilliers y Chaline (1993, p. 67-8); Papavero (2003, pp. 39-43); Schmitt (2004, pp. 298-9); Laubichler, 2007a, pp. 17-20); Churchill (2007, pp. 41-60), y Wray (2010, pp. 217-8). Sobre la recuperación de ese interés en la actual evo-devo, ver Hofeld y Olsson (2003, pp. 287-290) y Laubicher (2007, p. 344-5; 2010, p. 200-1). Sobre ambos asuntos, sin embargo, la obra más importante es *The Changing Role of the Embryo in Evolutionary Thought*, de Ron Amundson (2005).

10 Sobre esta cuestión, ver Van Valen (1973, p. 488); Hamburger (1980, p. 108); Devilliers y Chaline (1993, p. 71); Walsh (2007, pp. 179-180); Allen (2007, p. 157); Love (2007, p. 293); El Hani y Almeida (2010, p. 10); Wray (2010, p. 219); Gissis y Jablonka (2011b, p. 105), y Gilbert (2011, pp. 122-3).

11 Al respecto, ver Sterelny (2000, S370); Love (2003, p. 313); Amundson (2005, p. 151); Grimoult (2009, p. 121), y Merlin (2011, p. 80).

12 Al respecto, consúltese Robert (2002, pp. 592-3); Love (2003, pp. 313-4); Amundson (2005, pp. 139-140; 2008, pp. 254-5), y Gilbert (2011, pp. 122-3).

13 Al respecto, ver Kutschera y Niklas (2004, p. 268); Müller (2007a, p. 943); Gayon (2006, p. 5), y El Hani y Almeida (2010, p. 11).

14 Sobre esos descubrimientos, ver Chaline (2006, p. 323); Callebaut, et al. (2007, p. 27); Walsh (2007, p. 179); Alonso (2008, p. 93); Müller (2008, p. 8) Amundson (2008, p. 256); Martínez (2009, p. 152); Ameisen (2009a, p. 8); Carroll, et al. (2009, p. 52); Kingsley (2009, p. 39); Le Guyader (2009, p. 23), El Hani y Almeida (2010, p. 22); Ricqlès (2010, p. 39); Allano y Clamens (2010, p. 307); Wray (2010, p. 222) Morange (2011, p. 73), y Botelho (2011a, p. 62).

15 Al respecto de esa 'recuperación' ver Arhur (2002, p. 759); Ricqlès (2010, p. 53); Laubicher (2010, p. 200), y Cohen (2011, p. 167).

16 Al respecto ver Depew y Weber (1995, p. 393 y ss.); Sterelny y Griffiths (1999, p. 228 y ss.), y Grene y Depew (2004, p. 280 y ss.).

17 Sobre esta última cuestión, ver también Pigluicci (2007, p. 274-8); Amundson (2008, p. 266), y El Hani y Almeida (2010, p. 23).

18 Al respecto de esa 'onda antidarwiniana', ver Huxley (1965[1943], p. 22); Stebbins (1966, p. 11); Bowler (1985, p. 13), y Ricqlès (2010, p. 29). Un buen documento de esa época es la obra de divulgación de Elie Gagnebin (1943), *Le transformisme et l'origine de l'homme*. Un documento tal vez tardío, pero por eso mismo altamente significativo que nos muestra lo poco fácil que fue la aceptación de la nueva síntesis.

19 Respecto de ese carácter histórico de la biología evolutiva, ver Rosenberg (2006, p. 152 y ss.); Fagot-Largeault (2010, p. 86 y ss.), y Morange (2011, p. 149 y ss.).

CAPÍTULO I

1 Este capítulo es sólo una versión, ampliada en algunos aspectos y recortada en otros, del segundo capítulo de *La segunda agenda darwiniana* (Caponi, 2011a).

2 Se pueden encontrar ejemplos de esa lectura adaptacionista de Darwin en los más diversos autores. Cito algunos: Cassirer (1948, p. 205); Montalenti (1983, p. 33); Sober (1984, p. 171); Ruse (1987, p. 19); Cronin (1991, p. 15); Maynard Smith (1993, p. 26); Lennox (1993, p. 418); Dennett (1995, p. 35); Dawkins (1996, p. 21); Martínez (1998, p. 37), yo mismo (Caponi, 2000a, p. 20), como me lo ha achacado Cédric Grimoult (2009, p. 78); Gould (2002, p. 157); Lewens (2007, p. 268), y Ginnobili (2009a, p. 8; 2009b, p. 145; 2010, p. 54). El más claro y decidido de todos en lo que atañe a este punto es, sin duda, Francisco Ayala (1970, p. 2; 2004, p. 52; 2009, p. 4; 2010, p. 379).

3 Al respecto, ver Eldredge (2005, p. 94); Rosenberg (2006, p. 149); Olivieri (2010, p. 62), y Caponi (2010b, p. 126).

4 Al respecto, ver Kitcher (2001, pp. 57-8); Waters (2003, pp. 127-8), y Caponi (2009a, pp. 418-9).

5 Al respecto, ver Semper (1881, p. 2); Kellogg (1907, p. 20); Houssay (1922, p. 128); Mayr (1992, p. 36); Ruse (1983, p. 287); Bowler (1996, p. 40); Le Guyader (2003, p. 30); Caponi (2009a, p. 420), y Ricqlès (2010, p. 25).

6 La visión adaptacionista de los rasgos orgánicos, en cambio, quedó inicialmente en un segundo y menos cómodo lugar, y los naturalistas que la consideraron cómo motivo de investigación empírica efectiva fueron muchos menos que aquellos que se comprometieron con las reconstrucciones filogenéticas (Caponi, 2011a). "Ciertos tipos de estudios de campo —como Peter Bowler (1996, p. 9) afirma— fueron inspirados por la visión general que Darwin tenía sobre como operaba la evolución". Fue ahí donde naturalistas como Henry Bates (1862) y Fritz Müller (1879), con sus trabajos sobre mimetismo, y también como el propio Darwin (1877) con sus trabajos sobre orquídeas, comenzaron a articular, casi en sordina y a la sombra del programa filogenético, ese programa adaptacionista que cupo a Wallace (1871, p. 47; 1889, p. 137) entender como central para el desarrollo de la biología evolucionaria (Caponi, 2011a, p. 95 y ss.). Pero como Bowler (1996, p. 10) también apunta, "hay poca evidencia de que, en los años que siguieron a la

publicación de la teoría de Darwin, ese tipo de trabajo haya sido parte de una tradición de investigación realmente sustancial".

7 Este último asunto ha sido uno de los temas centrales de *La segunda de agenda darwiniana* (Caponi, 2011a).

8 Respecto de la claridad con la que las evidencias de la anatomía comparada sugieren la tesis de la filiación común, y de su prioridad en lo que respecta a ese asunto sobre las evidencias de la paleontología, ver Konrad Lorenz (1986, p. 81; 1993, p. 157).

9 Al respecto, ver Ruse (2008, p. 65) y Caponi (2009a, p. 407).

10 Al respecto, ver Russell (1916, p. 34); Grene (2001, p. 188), y Caponi (2008a, p. 41).

11 Al respecto, ver Cramer (1896, p. 215); Ridley (1972, p. 46); Caponi (2010a, p. 128), y Ginnobili (2010, p. 41).

12 Al respecto, ver Waters (2003, p. 118); Ginnobili (2010, p. 41), y Caponi (2010a, p. 130).

13 Al respecto, ver Ruse (2008, p. 45); Kohn (2009, p. 89); Sober (2009, p. 61), y Caponi (2009a, p. 411).

14 Sobre la diferencia entre el concepto darwiniano y el concepto cuvieriano de *condiciones de existencia*, ver Russell (1916, p. 239), y Caponi (2008a, p. 43).

15 Aunque en realidad también habría que decir que esos ideales de orden natural no sólo son regionales sino también históricos. Ellos no son perennes y se imponen y caducan conforme las ciencias van cambiando. En un trabajo anterior (Caponi, 2004) tracé una comparación entre la historia natural cuvieriana y la darwiniana, apuntando la diferencia entre sus ideales de orden natural.

16 Al respecto, ver Darwin (1859, p. 206); Lorenz (1986, p. 102), y Amundson (2005, p. 102).

17 Al respecto, ver Eldredge y Cracraft (1980, p. 67); Wiley (1981, p. 111); Tassy (1998b, p. 250), y Le Guyader (2003, p. 57).

18 Sobre esa polémica, ver Elliott Sober (1988, p. 198; 1993, p. 179), y Pascal Tassy (1991, p. 56; 1998b, p. 267).

19 Al respecto ver Dodson (1963, p. 310); Stebbins (1966, p. 39); Dobzhansky, et al. (1980, p. 101); David y Samadi (2000, p. 26), y Grimould (2009, p. 116).

20 Al respecto, ver Sober (1984, p. 235); Dawkins (1996, p. 181), y Arthur (2006, p. 126).

CAPÍTULO II

1 Al respecto, ver Arthur (2001, p. 271; 2004a, p. 11; 2004b, p. 283).

2 En lo que atañe a esa contraposición, ver Pere Alberch (1980, p. 655; 1989, p. 23), Stephen Jay Gould (1991 pp. 412-413; 2002, pp. 347-348), y Wallace Arthur (1997, pp. 247-248; 2001, pp. 274-281).

3 Gerd Müller (2007a, 946) usa también la expresión 'sesgo generativo' [*generative bias*] y la define como "una tendencia en la producción de variación fenotípica o innovación que es causada por las propiedades del sistema desenvolvimiental".

4 Así lo han propuesto Maynard Smith, et al. (1985, p. 267); Panchen (1992, p. 281), y Martínez (2009, p. 159).

5 Al respecto, ver Amundson (2001a, p. 314); Schwenk y Wagner (2003, p. 59), y Laubichler (2007b, p. 343).

6 Al respecto, ver Arthur (1997, p. 48); Amundson (2001a, p. 320), y Azkonobieta (2005, p. 118).

7 Al respecto de esa reivindicación de la positividad de los constreñimientos, ver Hall (1992, p. 7); Sterelny (2000, S374); Arthur (2001, p. 72) Gould (2002, p. 1028); Wilkins (2002, p. 384); Laubichler (2007b, p. 347); Depew (2010, p. 10), y Minelli (2010, p. 217).

8 Al respecto, ver West-Eberhard (2003, p. 25); Arthur (2004a, p. 195), y Linde Medina (2010, p. 46).

9 Sobre la impugnación del *recapitulacionismo estricto* de Haeckel, ver De Beer (1958, p. 7 y ss.); Gould (1977, p. 167 y ss.), y Wray (2010, p. 218).

10 Al respecto, ver Hall (1992, p. 11); Wilkins (2002, p. 384); Garson, et al. (2003, p. 353), y Amundson, (2005, p. 90).

11 Al respecto, ver Sterelny y Griffiths (1999, p. 232); Reiss (2009, p. 327); Olivieri (2010, p. 80); El Hani y Almeida (2010, p. 13); Allano y Clamens (2010, p. 32), y Arthur (2011, p. 6).

12 Al respecto, ver Le Guyader (1998, p. 29 y ss.); Panchen (2001, p. 42 y ss.), y Gould (2002, p. 1117 y ss.).

13 Sobre esa cuestión, ver Amundson (2001a, p. 317; 2005, p. 230); Arthur (2004b, p. 283), y Reiss (2009, p. 297).

14 Al respecto, ver Love (2003, p. 323); Müller (2007a, p. 945; 2008, p. 12); Brigandt (2009, p. 6); Laubichler (2009, p. 27); Minelli (2009, p. 205; 2010, p. 221), y Müller (2010, p. 308).

15 Al respecto, ver Hall (1992, p. 190), Donoghue (1992, p. 176), Raff (1996, p. 35), Amundson (2005, p. 240), y Brigandt (2007, p. 714).

16 Así lo han hecho notar Amundson (2005, p. 229), Azkonobieta (2005, p. 131), Wagner (2007, p. 147), y Sansom (2009, p. 442).

17 Sobre la temática del altruismo, ver Williams (1966); Cela-Conde (1999), y Wilson (2004).

18 "Atractor: el conjunto de características que un sistema tiende a alcanzar, independientemente de las condiciones en las cuales se originó y de la trayectoria tomada" (Gissis y Jablonka 2011c, p. 423).

Para una bolita en un embudo, el fondo de éste es un atractor. Para todo lo que existe, el olvido. Somos una bolita en el embudo del olvido.

CAPITULO III

1 Digo 'recuperó', porque, como Michel Morange (2011, p. 17) apunta, y como lo veremos un poco más adelante, Mayr no fue el primero en proponerla. Al respecto, ver también Mayr (1998, p. 135).

2 Así también lo han sugerido, Gilbert, et al. (1996, p. 362), y Callebaut, et al. (2007, p. 26).

3 Discutí y me valí de la distinción propuesta por Mayr en varios trabajos anteriores (Caponi, 2001; 2003; 2007; 2008b).

4 Al respecto de esos factores, ver Ruse (1979, p. 45); Sober (1984, p. 33); Gayon (1992, p. 335); David y Samadi (2000, p. 25), y Stephens (2007, p. 111).

5 Sobre la noción de linaje y su condición de sujeto de los fenómenos evolutivos, ver Hull (1980, p. 327; 1994, p. 197); Queiroz (1999, p. 50), y Caponi (2011b, p. 98).

6 Sobre el interés que reviste esa cuestión, ver Jacob (1973, p. 14); Mayr (1998, p. 136), y Morange (2011, p. 10).

7 Sobre esas dificultades, ver Wilson (1980, p. 109 y ss.); Jacquard (1986, p. 124 y ss.), y Cronin (1991, p. 253 y ss.).

8 Lo que aquí estoy diciendo es, en realidad, sólo una reiteración de lo ya dicho en el primer capítulo, cuando, recurriendo a Brandon, destaqué la importancia de la información filogenética sobre la polaridad de rasgos, en la construcción de las explicaciones seleccionales darwinianas.

9 Itálicos míos.

10 Al respecto, ver Williams (1966, p. 5); Lewontin (1979, p. 148); Sober (1993, p. 196); Gould y Vrba (1998, p. 54), y Griffiths (1999, p. 3).

11 En la séptima sección del cuarto capítulo de *La segunda agenda darwiniana* (Caponi, 2011a, p. 146 y ss.), apunté otros contrastes entre análisis ecológicos y explicaciones evolutivas que pueden complementar lo aquí dicho.

12 Al respecto, ver Sterelny y Griffiths (1999, p. 254); Cooper (2003, p. 14), y Colyvan (2008, p. 316).

13 Sobre la diferencia entre ecología *tout court*, la ecología funcional que estudia desde las interacciones inmediatas del organismo con su ambiente hasta el funcionamiento de los ecosistemas, y la ecología evolucionaria que se centra sobre los fenómenos evolutivos allí implicados, ver también Orians (1962); Lack (1965), Collins (2000), y el

capítulo cuarto de *La segunda agenda darwiniana* (Caponi, 2011a, p. 135 y ss.).

14 Sobre dicha idea de Waddington, ver también Piaget (1969, p. 19); Keller (2000. p. 118), y Müller (2007a, p. 946).

15 Es común atribuir esta tesis a Michael Ghiselin y a David Hull. Sin embargo, y aunque estos autores no lo hayan apuntado, ella ya está explícita y claramente formulada en los *Elementos de una sistemática filogenética* de Willi Hennig (1968, p. 107 y ss.), donde este autor la remite a la *Ontología* de Nicolai Hartmann (1964). Este último, en efecto, la formula con bastante claridad (Hartmann 1964, pp. 105-6). A diferencia con Hennig, Hartmann sólo se refiere al orden de la especie, sin aludir a los taxones superiores.

16 Al respecto, ver Müller (2007a, p. 943); Martínez (2009, p. 156); Fodor y Piattelli-Palmarini (2010, p. 20), y El Hani y Almeida (2010, p. 14).

17 Al respecto, ver McGinnis y Kusiora (1998, p. 172); Chaline (2006, p. 328); Amundson (2008, p. 264); Carroll, et al. (2009, p. 52); Linde Medina (2010, p. 44); El Hani y Almeida (2010, p. 15); Wray (2010, p. 226); Carrol (2010, p. 195), y Allano y Clamens (2010, p. 315).

18 Al respecto, ver Love (2003, p. 329); Amundson (2005, p. 235), y Fodor y Piattelli-Palmarini (2010, p. 29).

CAPÍTULO IV

1 Al respecto, ver Russell (1916, p. 34); Grene y Depew (2004, p. 129), y Caponi (2008a, p. 80).

2 Ver también Fodor y Piatelli-Palmarini (2010, p. 39).

3 Le expresión *'contradicción fisiológica'* fue usada por Cuvier (1964, p. 189) en un texto inédito que Coleman (1964, pp. 189-190) incluyó como segundo apéndice documental de *Georges Cuvier Zoologist*.

4 Al respecto de la teoría de los sistemas desenvolvimientales, ver también Sterelny, et al. (2001, p. 58 y ss.); Andrade (2009, p. 280 y ss.), y Botelho (2011b, p. 71 y ss.).

5 Al respecto, ver Dobzhansky (1983, p. 409); Burian (1989, p. 231), y Martínez (2007, p. 23).

6 Sobre el carácter acumulativo, y así creativo, de la selección natural, ver Neander (1995, p. 77); Ayala (2004, p. 55), y Martínez (2007, p. 29).

7 "Herencia epigenética en el sentido amplio de la palabra es la transmisión hereditaria de variaciones ontogenéticas fenotípicas que no surgen de diferencias en la secuencia de DNA o de señales inductoras persistentes en el ambiente presente" (Gissis y Jablonka, 2011c, p. 425). Sobre la noción de 'herencia epigenética' y su reivindicación en la biología actual, ver Atlan (1999, p. 13 y ss.); Rosenberg (2006, p. 84 y

ss.); Ameisen (2009b, p. 92 y ss.); Fodor y Piatelli-Palmarini (2010, p. 65); Jablonka (2011a, p. 150 y ss.; 2011b, p. 214 y ss.); Jablonka y Lamb (2010, p. 140 y ss.); Rassoulzadegan (2011, p. 230 y ss.), y Griesemer (2011, p. 337 y ss.). Un planteo radical de la cuestión puede encontrarse en Botelho (2011a; 2011b). Una visión menos entusiasta en Wilkins (2011, p. 390 y ss.).

8 Esto tiene que ver con esa mayor modularidad de la forma adulta a la que referí cuando, también en el segundo capítulo, discutí sobre las morfologías funcionalmente viables, pero ontogenéticamente inaccesibles, que podían ser producidas por injertos y amputaciones. Éstas agregan y quitan módulos en organismo cuya ontogenia ya está avanzada y por eso ella tolera mejor esos cambios.

9 Sobre el concepto de 'evolucionabilidad', ver Müller (2007a, p. 946); Nedelcu y Michod (2004, p. 466); Sterelny (2004, p. 493; 2007, p. 164); Brigandt (2009, p. 6); Ameisen (2009a, p. 8); Reiss (2009, p. 328); Wagner y Draghi (2010, p. 381); Minelli (2010, p. 218), y Arthur (2011, p. 203).

10 Respecto de la importancia evolutiva de la modularidad, ver Arthur (2004a, p. 154); Hammerstein, et al. (2005, p. 92); Breuker, et al. (2006, p. 489); Brigandt (2009, p. 6); Laubicher (2010, p. 206); Kirschner y Gerhart (2010, p. 267), y Fodor y Piatelli-Palmarini (2010, p. 46).

11 Al respecto, ver Moss (2003, p. 197); Arthur (2004a, p. 153); Schlosser (2004, p. 554); Schlosser y Wagner (2004, p. 2); Sterelny (2004, p. 496), y Azkonobieta (2005, p. 150).

12 Al respecto, ver Atlan (1979, p. 25); Prigogine y Stengers (1983, 185-6), y Linde Medina (2010, p. 41 y p. 50).

13 Analicé este aspecto del pensamiento de Buffon en Caponi, 2010d.

14 Analicé las tesis transformistas de Geoffroy en Caponi 2008c.

15 Al respecto, ver Balan (1979, pp. 408-11); Tassy (1998b, pp. 61-3); Padian (2004, pp. 59-60), y Loison (2010, p. 11).

16 Sobre la oposición entre mecanismos y procesos *instructivos* y mecanismos y procesos *selectivos, que está estrechamente vinculada con la distinción variacional-transformacional, pero no se identifica con ella, ver Skinner (1987[1974], p. 21); Popper (1977, p. 226 y ss.); Jacob (1982, p. 38 y ss.); Edelman (1983, p. 75 y ss.), y Martínez (1997, p. 173 y ss.).*

BIBLIOGRAFÍA

Agustí J. (2003), *Fósiles, genes y teorías*. Barcelona: Tusquets.

Alberch, P. (1980), "Ontogenesis and morphological diversification". *American Zoologist* 20, pp. 653-667.

Alberch, P. (1989), "The logic of monsters: evidence for internal constraint in development and evolution". *Geobios* 12 (mémoire special), pp. 21-57.

Alberch, P. (1998), "El concepto de progreso y la búsqueda de teorías generales de la evolución", in J. Wasgensberg & J. Agustí (eds.), *El progreso: ¿un concepto acabado o emergente?* Barcelona: Tusquets, pp. 193-232.

Alberts, B.; Johnson, A.; Lewis, J.; Raff, M.; Roberts, K.; Walter, P. (2002), *Molecular Biology of the Cell*. New York: Garland.

Allano, L. & Clamens, A. (2010), *Faits et mécanismes de l'évolution biologique*. Paris: Ellipses.

Allen, G. (2007), "A century of Evo-Devo: the dialectics of analysis and synthesis in twentieth-century life science", in M. Laubichler & J. Maienschein (eds.), *From Embryology to Evo-Devo*. Cambridge: MIT Press, pp. 123-159.

Alonso, C. (2008), "The molecular biology of developmental evolution", in A. Minelli & G. Fusco (eds.), *Evolving Pathways: Key Themes in Evolutionary Developmental Biology*. Cambridge: Cambridge University Press, pp. 80-99.

Ameisen, J. (2009a), "Dans l'oubli de nos métamorphoses". *Dossier pour la science* 63, pp. 4-10.

Ameisen, J. (2009b), "Entre gènes et environnements". *Dossier pour la science* 63, pp. 88-95.

Amundson, R. (1998), "Two concepts of *constraint*: adaptationism and the challenge from developmental biology", in D. Hull & M. Ruse (eds.), *The Philosophy of Biology*. Oxford: Oxford University Press, pp. 93-116.

Amundson, R. (2001a), "Adaptation and development: on the lack of a common ground", in S. Orzack & E. Sober (eds.), *Adaptationism and Optimality.* Cambridge: Cambridge University Press, pp. 303-334.

Amundson, R. (2001b), "Homology and homoplasy: A philosophical perspective", in *Encyclopedia of Life Sciences*. / www.els.net: Nature Publishing Group.

Amundson, R. (2005), *The Changing Role of the Embryo in Evolutionary Thought*. Cambridge: Cambridge University Press.

Amundson, R. (2008), "Development and evolution", in S. Sarkar & A. Plutynski (Eds): *A Companion to the Philosophy of Biology*. Oxford: Blackwell, pp. 248-268.

Andrade, E. (2009), *La ontogenia del pensamiento evolutivo*. Bogotá: Universidad Nacional de Colombia.

Ariew, A. (2003), "Ernst Mayr's ultimate/proximate distinction reconsidered and reconstructed". *Biology & Philosophy* 18, pp. 553-565.

Arthur, W. (1997), *The Origin of Animal Body Plans*. Cambridge: Cambridge University Press.

Arthur, W. (2000), "The concept of developmental reprogramming and the quest for an inclusive theory of evolutionary mechanisms". *Evolution & Development* 2 (1), pp. 49-57.

Arthur. W. (2001), "Developmental drive: an important determinant of the direction of phenotypic evolution". *Evolution & Development* 3 (4), pp. 271-278.

Arthur, W. (2002), "The emerging conceptual framework of evolutionary developmental biology. *Nature* 415, pp. 757-764.

Arthur, W. (2004a), *Biased Embryos and Evolution*. Cambridge: Cambridge University Press.

Arthur, W. (2004b), "The effect of development on the direction of evolution: toward a twenty-century consensus". *Evolution & Development* 6 (4), pp. 282-288.

Arthur, W. (2006), *Creatures of Accident*. New York: Hill & Wang.

Arthur, W. (2011), *Evolution: A Developmental Approach*. Oxford: Wiley-Blackwell.

Atlan, H. (1979), *Entre le cristal et la fumée*. Paris: Seuil.

Atlan, H. (1999), *La fin du «tout génétique»?*. Paris: INRA.

Ayala, F. (1970), "Teleological explanations in evolutionary biology". *Philosophy of Science*, 37, pp. 1-15.

Ayala, F. (2004), "In W. Paley shadow: Darwin explanation of design". *Ludus Vitalis* 21, pp. 53-66.

Ayala, F. (2009), "En el centenario de Darwin". *Ludus Vitalis*, 32, pp. 1-16.

Ayala, F. (2010), "There is no place for intelligent design in the philosophy of biology: intelligent design is not science", in F. Ayala & R. Arp (eds.), *Contemporary Debates in Philosophy of Biology*. Oxford: Wiley-Blackwell, pp. 364-390.

Ayala, F. & Ruiz, R. (2002), *De Darwin al DNA y el origen de la humanidad: la evolución y sus polémicas*. México: Fondo de Cultura Económica.

Azkonobieta, T. (2005), *Evolución, desarrollo y auto-organización: un estudio sobre los principios filosóficos de la Evo-Devo*. San Sebastián: Universidad del País Vasco [Tesis Doctoral].

Bachelard, G. (1973[1951]), "La actualidad de la historia de las ciencias", in G. Bachelard: *El compromiso racionalista*. México: Siglo XXI, pp. 129-142.

Baker, J. (1938), "The evolution of breeding seasons", in G. De Beer (ed.), *Evolution*. Oxford: Clarendon Press, pp. 161-178.

Balan, B. (1977), *L'ordre et le temps*. Paris: Vrin.

Bates, H. (1862), "Contributions to an insect fauna of the Amazon Valley". *Transactions of the Linnean Society* 23, pp. 495-566.

Bateson, G. (1973), *Steps to an Ecology of Mind*. Frogmore: Paladin.

Beatty, J. (1994), "The proximate/ultimate distinction in the multiple careers of Ernst Mayr". *Biology & Philosophy* 9, pp. 333-356.

Beatty, J. (2010), "Reconsidering the importance of chance variation", in M. Pigliucci & G. Müller (eds.), *Evolution: The Extended Synthesis*. Cambridge: MIT Press, pp. 21-44.

Bell, C. (1837), *The Hand: its Mechanism and Vital Endowments as Evincing Design* (The Bridgewater treatises IV). London: W. Pickering.

Bertalanffy, L. (1979[1953]), "Evolución: azar o ley", in L. Bertalanffy: *Perspectivas en la teoría general de sistemas*, Madrid: Alianza, pp. 125-136.

Blanco, D. (2008), "La naturaleza de las adaptaciones en la teología natural británica: análisis historiográfico y consecuencias metateóricas". *Ludus Vitalis* 30, pp. 3-26.

Bock, W. & Wahlert, G. (1998[1965]), "Adaptation and the form-function complex", in A. Collin; M. Beckoff; G. Lauder (eds.), *Nature's Purposes*. Cambridge: MIT Press, pp. 117-167.

Botelho, J. (2011a), "Epigênese", in N. Vaz; J. Mpodozis; J. Botelho; G. Ramos, *Onde está o organismo?* Florianópolis: Universidade Federal de Santa Catarina, pp. 61-104.

Botelho, J. (2011b), "Sobre gêmulas, genes e DNA", *Investigação Ø Filosófica* E1, artigo digital 6.

Bowler, P. (1985), *El eclipse del darwinismo*. Barcelona: Labor.

Bowler, P. (1996), *Life's Splendid Drama: Evolutionary Biology and the Reconstruction of Life Ancestry*. Chicago: The University of Chicago Press.

Brandon, R. (1990), *Adaptation and Environment*. Princeton: Princeton University Press.

Brandon, R. (1992), "Environment", in E. Keller & E. Lloyd (eds.), *Keywords in Evolutionary Biology*. Cambridge: Harvard University Press, pp. 81-86.

Brandon, R. (2010), "The principle of drift: biology's first law", in A. Rosenberg & R. Arp (eds.), *Philosophy of Biology*. Malden: Wiley-Blackwell, pp. 84-94.

Brandon, R. & McShea, D. (2010), *Biology's First Law: The Tendency for Diversity and Complexity to Increase in Evolutionary Systems*. Chicago: The University of Chicago Press.

Breuker, C.; Debat; V.; Klingenberg, C. (2006), "Functional evo-devo". *Trends in Ecology and Evolution* 21 (9), pp. 488-492.

Brewer, R. (1994), *The Science of Ecology*. New York: Saunders College Publishing.

Brigandt, I. (2007), "Typology now: homology and developmental constraints explain evolvability". *Biology & Philosophy* 22, pp. 709-725.

Brigandt, I. (2009), "Accounting for vertebrate limbs: from Owen's homology to novelty in Evo-Devo". *Philosophy & Theory in Biology* 1, e004.

Brown, H. (1983), *La nueva filosofía de la ciencia*. Madrid: Tecnos.

Brzozowski, J. (2006), "O neo-darwinismo frente às teses da auto-organização e das contingências". *Filosofia e História da Biologia* 1, pp. 147-160.

Brzozowski, J. (2011), "Individualidade de espécies, essencialismo e contrafatuais biológicos", in W. Stefano & M. Pechliye (eds.), *Filosofia e História da Biologia*. São Paulo: Universidade Presbiteriana Mackenzie, pp. 113-138.

Buffon, G. (1766), "De la dégénération des animaux", in G. Buffon: *Histoire Naturelle Générale et Particulière* XIV. Paris: L'Imprimerie Royale, pp. 311-374.

Buican, D. (1989), *La revolution de l'évolution*. Paris: PUF.

Buican, D. (2005), *Le darwinisme et les évolutionnismes*. Paris: Frison-Roche.

Callebaut, W.; Müller, G.; Newman, S. (2007), "The organism systems approach: streamlining the naturalistic agenda", in R. Sansom & R. Brandon (eds.), *Integrating Evolution and Development*. Cambridge: MIT Press, pp. 25-92.

Canguilhem, G. (1965), *La connaissance de la vie*. Paris: Vrin.

Canguilhem, G.; Lapassade, G.; Piquemal, J.; Ulmann, J. (1962), *Du développement à l'évolution, au XIX Siècle*. Paris: PUF.

Caponi, G. (2000a), "Le bricolage de l'évolution". *Le sens de la vie: la finalité dans les sciences de la vie* [Hors-Série *Sciences et Avenir*], pp. 18-23.

Caponi, G. (2000b), "Cómo y por qué de lo viviente". *Ludus Vitalis* 14, pp. 67-102.

Caponi, G. (2001), "Biología funcional vs biología evolutiva". *Episteme* 12, pp. 23-46.

Caponi, G. (2003), "Experimentos en biología evolutiva: ¿qué tienen ellos que los otros no tengan?". *Episteme* 16, pp. 61-97.

Caponi, G. (2004), "La navaja de Darwin". *Ludus Vitalis* 22, pp. 9-38.

Caponi, G. (2005), "O darwinismo e seu outro, a teoria transformacional da evolução". *Scientiae Studia* 3, pp. 233-242.
Caponi, G. (2006), "El viviente y su medio: antes y después de Darwin". *Scientiae Studia* 4, pp. 9-43.
Caponi, G. (2007), "Física del organismo vs. hermenéutica del viviente". *História, Ciência, Saúde* 14 (2), pp. 443-468.
Caponi, G. (2008a), *Georges Cuvier: un fisiólogo de museo*. México: UNAM.
Caponi, G. (2008b), "Explicación y determinismo en ciencias de la vida", in J. Tealdi (ed.), *Diccionario Latinoamericano de Bioética*. Bogotá: UNESCO, pp. 192-195.
Caponi, G. (2008c), "La función del principio de la compensación de los órganos en el transformismo de Etienne Geoffroy Saint-Hilaire". *Scientiae Studia* 6, pp. 169-178.
Caponi G. (2009a), "Sobre la génesis, estructura y recepción de *El origen de las especies*". *Scientiae Studia* 7, pp. 403-24.
Caponi, G. (2009b), "Historia del ojo: Nietzsche para darwinianos; Darwin para nietzscheanos". *Revista Temas & Matizes* 8, pp. 10-26.
Caponi, G. (2010a), "El adaptacionismo como corolario de la teoría de la selección natural". *Endoxa* 24, pp. 123-142.
Caponi, G. (2010b), "Función, adaptación y diseño en biología". *Signos Filosóficos* 12 (24): pp. 71-101.
Caponi, G. (2010c), "Análisis funcionales y explicaciones seleccionales en biología: una crítica de la concepción etiológica del concepto de función". *Ideas y Valores* 143, pp. 51-72.
Caponi, G. (2010d), *Buffon*. México: UAM.
Caponi, G. (2011a), *La segunda agenda darwiniana. Contribución preliminar para una historia del programa adaptacionista*. México: Centro de Estudios Filosóficos Políticos y Sociales Vicente Lombardo Toledano.
Caponi, G. (2011b), "Os táxons como indivíduos", in W. Stefano & M. Pechliye (eds.), *Filosofia e História da Biologia*. São Paulo: Universidade Presbiteriana Mackenzie, pp. 71-112.
Caponi, G. (2012), *Funçao e desenho na biologia contemporânea*. São Paulo: Associação Scientiae Studia.
Carrol, S. (2010), "Endless forms: the evolution of gene regulation and morphological diversity", in A. Rosenberg & R. Arp (eds.), *Philosophy of Biology*. Malden: Wiley & Blackwell, pp. 193-197.
Caroll, S.; Prud'Homme, B.; Gompel, N. 2009), "La régulation des gènes, moteur de l'évolution". *Dossier pour la science* 63, pp. 52-59.
Cassirer, E. (1948), *El problema del conocimiento* IV. México: Fondo de Cultura Económica.

Cela-Conde, C. (1999), "L'altruisme humain: la renaissance de la théorie de sélection de groupe". *Annales d'histoire et de philosophie du vivant* 2, pp. 115-121.
Cereijido, M. (1978), *Orden, equilibrio y desequilibrio*. México: Nueva Imagen.
Chaline, J. (2006), *Quoi de neuf depuis Darwin?*. Paris: Ellipses.
Churchill, F. (2007), "Living with the biogenetic law: a reappraisal", in M. Laubichler & J. Maienschein (eds.), *From Embryology to Evo-Devo*. Cambridge: MIT Press, pp. 37-82.
Cohen, C. (2011), *La méthode de Zadig: la trace, le fossile, la preuve*. Paris: Seuil.
Collingwood, R. (1940), *An Essay on Metaphysics*. Oxford: Oxford University Press.
Collins, J. (2000), "Evolutionary ecology and the uses of natural selection", in D. Keller & F. Golley (eds.), *The Philosophy of Ecology*. Athens: The University of Georgia Press, pp. 288-303.
Colyvan, M. (2008), "Population ecology", in S. Sarkar & A. Plutynski (eds.), *A Companion to Philosophy of Biology*. Oxford: Blackwell, pp. 301-320.
Conway Morris, S. (2003), *Life's Solution*. Cambridge: Cambridge University Press.
Cooper, G. (2003), *The Science of the Struggle for Existence: On the Foundations of Ecology*. Cambridge: Cambridge University Press.
Cramer, F. (1896), *The Method of Darwin*. Chicago: McClurg & Co.
Cronin, H. (1991), *The Ant and the Peacock*. Cambridge: Cambridge University Press.
Cuvier, G. (1805), *Leçons d'anatomie comparée* I. Paris: Badouin.
Cuvier, G. (1992[1812]), *Discours préliminaire a las recherches sur les ossements fossiles de quadrupèdes*. Paris: Flammarion.
Cuvier, G. (1817), *Le règne animal* I. Paris: Deterville.
Cuvier, G. (1964), "Essay on zoological analogies". Apéndice de W. Coleman: *Georges Cuvier: Zoologist*. Cambridge: Harvard University Press, pp. 189-190.
Darwin, C. (1859), *On the Origin of Species*. London: Murray.
Darwin, C. (1998[1872]), *The Origin of Species*, 6th ed. New York: The Modern Library.
Darwin, C. (1877), *The Various Contrivances by which Orchids are Fertilized by Insects*, 2º ed. London: Murray.
David, P & Samadi, S. (2000), *La théorie de l'evolution: une logique pour la biologie*. Paris: Flammarion.
Dawkins, R. (1996a), *Climbing Mount Improbable*. London: Penguin.
Dawkins, R. (1996b), *The Blind Watchmaker*. London: Norton & Co..
De Beer, G. (1958), *Embryos and Ancestors*. Oxford: Clarendon Press.

De Beer, G. (1966), "Darwin y la embriología", in S. Barnett (ed.), *Un siglo después de Darwin I*. Madrid: Alianza, pp. 119-142.
Dennett, D. (1995), *Darwin's Dangerous Idea*. London: Penguin.
Dennett, D. (2000), "With a little help form my friends", in D. Ross; A. Brook; D.Thompson (eds.), *Dennett's Philosophy*. Cambridge: MIT Press, pp. 327-388.
Depew, D. (2010), "Is evolutionary biology infected with invalid teleological reasoning?". *Philosophy & Theory in Biology* 2, e105.
Depew, D. & Weber, B. (1995), *Darwinism Evolving*. Cambridge: The MIT Press.
Devillers, C. & Chaline, J. (1993), *La teoría de la evolución*. Madrid: Akal.
Dobzhansky, T. (1983), "El azar y la creatividad en la evolución", in F. Ayala & T. Dobzhansky (eds.), *Estudios sobre la filosofía de la biología*. Barcelona: Ariel, pp. 392-430.
Dobzhansky, T.; Ayala F.; Stebbins, G.; Valentine, J. (1980), *Evolución*. Barcelona: Omega.
Dodson, E. (1963), *Evolución: proceso y resultado*. Barcelona: Omega.
Donoghue, M. (1992), "Homology", in E. Keller & E. Lloyd (eds.), *Keywords in Evolutionary Biology*. Cambridge: Harvard University Press, pp. 170-179.
Edelman, G. (1983), "El problema del reconocimiento molecular por un sistema selectivo", in F. Ayala & T. Dobzhansky (eds.), *Estudios sobre la filosofía de la biología*. Barcelona: Ariel, pp. 75-88.
El Hani, C & Almeida, A. (2010), "Um exame histórico-filosófico da biologia evolucionaria do desenvolvimento". *Scientiae Studia* 8, pp. 9-40.
Eldredge, N. (1985), *Unfinished Synthesis: Biological Hierarchies and Modern Evolutionary Thought*. Oxford: Oxford University Press.
Eldredge, N. (1995), *Reinventing Darwin*. London: Phoenix.
Eldredge, N. (2005), *Darwin: Discovering the Tree of Life*. New York: Norton & Co.
Eldredge, N. & Craft, J. (1980), *Phylogenetic Patterns and the Evolutionary Process*. New York: Columbia University Press.
Eldredge, N. & Gould, S. (1972), "Punctuated equilibria: an alternative to phyletic gradualism", in J. Schopf (ed.), *Models in Paleontology*. San Francisco: Freeman, pp. 82-115.
Fagot-Largeault, A. (2010), "L'évolutionnisme comme science historique", in A. Prochiantz (ed.), *Darwin: 200 ans*. Paris: Odile Jacob, pp. 85-100.
Faria, F. (2007), "Condições de existência: constrições para uma plenitude de formas". *Filosofia e História da Biologia* 2, pp. 179-190.
Fodor, J. & Piattelli-Palmarini, M. 2010), *What Darwin Got Wrong*. New York: Farrar, Straus and Giroux.

Folguera, G. (2010), "La relación entre microevolución y macroevolución desde la síntesis biológica: entre las diferencias y las similitudes". *Filosofia e História da Biologia* 5(2), pp. 277-294

Folguera, G. (2011), "Enfoques y desenfoques de los programas de investigación de la biología evolucionaria del desarrollo". *Ludus Vitalis* 19 (35), pp. 325-332.

Fonseca, A. (2007), "Kauffman e a teoria da evolução no limite do caos". *Filosofia e História da Biologia* 2, pp. 23-38.

Futuyma, D. (1998), *Evolutionary Biology*. Sunderland: Sinaver.

Futuyma, D. (2010), "Evolutionary biology: 150 years of progress", in M. Bell; D. Futuyma; W. Eanes; J. Levinton (eds.), *Evolution since Darwin: the First 150 years*. Sunderland: Sinauer, pp. 3-30.

Garson, J.; Wang, L.; Sarkar, S. (2003), "How development may direct evolution". *Biology & Philosophy* 18, pp. 353-370.

Galliez, M.; Leite, M.; Queiroz, T.; Fernandez, F. (2009), "Ecology of the water opossum *Chironectes minimus* in Atlantic forest streams of southeastern Brazil". *Journal of Mamalogy* 90, pp. 93-103.

Gagnebin, E. (1943), *Le transformisme et l'origine de l'homme*. Laussanne: F. Rouge & Cie.

Garstang, W. (1922), "The theory of recapitulation: a critical re-statement of the biogenetic law". *Zoological Journal of the Linnean Society* 35, pp. 81-101.

Gayon, J. (1992), *Darwin et l'après Darwin*. Paris: Kimé.

Gayon, J. (1995), "La biologie darwinienne de l'évolution, est-elle réductionniste?". *Revue Philosophique de Louvain* 93, pp. 111-139.

Gayon, J. (2006), Préface a J. Chaline, *Quoi de neuf depuis Darwin?* Paris: Ellipses, pp. 3-6.

Geoffroy Saint-Hilaire, E. (1833), "Le degré d'influence du monde ambiant pour modifier les formes animales". *Mémoires de L'Académie Royale des Sciences de L'Institut de France* 12, pp. 63-92.

Gerson, E. (2007), "The juncture of evolutionary and developmental biology", in M. Laubichler & J. Maienschein (eds.), *From Embryology to Evo-Devo*. Cambridge: MIT Press, pp. 435-464.

Ghiselin, M. (1997), *Metaphysics and the Origin of Species*. Cambridge: Harvard University Press.

Ghiselin, M. (2005), "Homology as a relation of correspondence between parts of individuals". *Theory in Biosciences* 124, pp. 91-103.

Gilbert, S. (2003), "Evo-Devo, Devo-Evo, and Devgen-Popgen". *Biology & Philosophy* 18, pp. 353-370.

Gilbert, S. (2011), "The decline of soft inheritance", in S. Gissis & E. Jablonka (eds.), *Transformation of Lamarckism*. Cambridge: The MIT Press, pp. 121-126.

Gilbert, S.; Opitz, J.; Raff, R. (1996), "Resynthesizing evolutionary and developmental biology". *Developmental Biology* 173, pp. 357-372.

Ginnobili, S. (2009a), "Adaptación y función: el papel de los conceptos funcionales en la teoría de la selección natural". *Ludus Vitalis* 34, pp. 3-24.

Ginnobili, S. (2009b), "El poder unificador de la teoría de la selección natural", in C. Barboza; D. Avila; C. Piccoli; J. Cornaglia (eds.), *La vigencia de la teoría evolucionista de Charles Darwin*. Rosario: Universidad Nacional de Rosario, pp. 141-154.

Ginnobili, S. (2010), "La teoría de la selección natural darwiniana", *THEORIA* 67, pp. 37-58.

Gissis, S. & Jablonka, E. (2011a), "Lamarckian problematics in the philosophy of biology", in S. Gissis & E. Jablonka (eds.), *Transformation of Lamarckism*. Cambridge: The MIT Press, pp. 297-306.

Gissis, S. & Jablonka, E. (2011b), "The exclusion of soft ('lamarckian') inheritance from the Modern Synthesis", in S. Gissis & E. Jablonka (eds.), *Transformation of Lamarckism*. Cambridge: The MIT Press, pp. 103-108.

Gissis, S. & Jablonka, E. (2011c), "Glossary & Index" of S. Gissis & E. Jablonka (eds.), *Transformation of Lamarckism*. Cambridge: The MIT Press, pp. 424-457.

Godfrey-Smith, P. (2001), "Three kinds of adaptationism", in H. Orzack & E. Sober (eds.), *Adaptation and Optimality*. Cambridge: Cambridge University Pres, pp. 335-357.

Goldschmidt, R. (1943), *Base material de la evolución*. Buenos Aires: Espasa-Calpe.

Goldstein, K. (1951), *La structure de l'organisme*. Paris: Gallimard.

Goodwin, B. (1998a), *Las manchas del leopardo*. Tusquets: Barcelona.

Goodwin, B. (1998b), "Forma y transformación: la lógica del cambio evolutivo", in J. Wasgensberg & J. Agustí (eds.), *El progreso: ¿un concepto acabado o emergente?*. Barcelona: Tusquets, pp. 137-168.

Gould, S. (1977), *Ontogeny and Phylogeny*. Cambridge: Harvard University Press.

Gould, S. (1983), "The meaning of punctuated equilibrium and its role in validating a hierarchical approach to macroevolution". *Scientia* 118 (8), pp. 135-157.

Gould, S (1984), *Dientes de gallina y dedos de caballo*. Barcelona: Blume.

Gould, S. (1991), "The disparity of the Burguess Shale arthropod fauna and the limits to cladistic analysis: why we must strive to quantify morphospace". *Paleobiology* 17, pp. 411-423.

Gould, S. (1999), *Vida maravillosa*. Barcelona: Crítica.

Gould, S. (2002), *The Structure of Evolutionary Theory*. Cambridge: Harvard University Press.

Gould, S. & Vrba, E. (1998), "Exaptation—a missing term in the science of form", in A. Collin; M. Beckoff; G. Lauder (eds.), *Nature's Purposes*. Cambridge: MIT Press, pp. 519-540.

Grene, M. (2001), "Darwin, Cuvier and Geoffroy: comments and questions". *Journal of the History and Philosophy of Life Sciences* 23, pp. 187-211.

Grene, M. & Depew, D. (2004), *The Philosophy of Biology: an Episodic History*. Cambridge: Cambridge University Press.

Griesemer, J. (2011), "The relative significance of epigenetic inheritance in evolution: some philosophical considerations", in S. Gissis & E. Jablonka (eds.), *Transformation of Lamarckism*. Cambridge: The MIT Press, pp. 331-344.

Griffiths, P. (1999), "Adaptation and Adaptationism", in R. Wilson & F. Keil (eds.), *The MIT Encyclopedia of the Cognitive Sciences*. Cambridge: The MIT Press, pp. 3-4.

Griffiths, P. (2011), "Our plastic nature", in S. Gissis & E. Jablonka (eds.), *Transformation of Lamarckism*. Cambridge: The MIT Press, pp. 319-330.

Grimoult, C. (2009), *La preuve par neuf: les révolutions de la pensée évolutionniste*. Paris: Ellipses.

Guillo, D. (2003), *Les figures de l'organisation*. Paris: PUF.

Guyenot, É. (1941), *Les sciences de la vie aux XVII et XVIII siécles: l'idée d'évolution*. Paris: A. Michel.

Haeckel, E. (1947[1868]), *Historia de la creación de los seres organizados según las leyes naturales*. Buenos Aires: Americana.

Haldane, J. (1947), *Mundos posibles*. Barcelona: Janés Editor.

Hall, B. (1992), *Evolutionary Developmental Biology*. London: Chapman & Hall.

Hall, B. (2004), "Evolution as the control of development by ecology", in B. Hall; R. Peterson, G. Müller (eds.), *Environment, Development and Evolution*. Cambridge: The MIT Press, pp. ix-xxiii

Hamburger, V. (1980), "Embryology and the Modern Synthesis in evolutionary theory", in E. Mayr & W. Provine (eds.), *The Evolutionary Synthesis*. Cambridge: Harvard University Press, pp. 97-111.

Hammerstein, P.; Hagen, E.; Hertz, A.; Herzel, H. (2005), "Robustness: a key to evolutionary design". *Biological Theory* 1(1), pp. 90-93.

Hartmann, N. (1964), *Ontología* V *(Filosofía de la naturaleza & El pensar teleológico)*. Fondo de Cultura Económica: México.

Heidegger, M. (1985), *La pregunta por la cosa*. Buenos Aires: Orbis.

Hennig, W. (1968), *Elementos de una sistemática filogenética*. Buenos Aires: EUDEBA.

Hinde, R. (1998), "The concept of function", in M. Bekoff & G. Lauder (eds.), *Nature's Purpose: Analysis of Function and Design in Biology*. Cambridge: MIT Press, pp. 419-434.

Hobfeld, U. & Olsson, L. (2003), "The road from Haeckel: the Jena tradition in evolutionary morphology and the origins of evo-devo". *Biology & Philosophy* 18, pp. 285-307.
Houssay, F. (1922), *Nature et sciences naturelles*. Paris: Flammarion.
Hull, D. (1974), *Philosophy of Biological Science*. New Jersey: Prentice Hall.
Hull, D. (1980), "Individuality and selection". *Annual Reviews in Ecology and Systematic* 11, pp. 311-332.
Hull, D. (1984), "Historical entities and historical narratives", in C. Hookway (ed.), *Minds, Machines and Evolution*. Cambridge: Cambridge University Press, pp. 17-42.
Hull, D. (1994), "A mater of individuality", in E. Sober (ed.), *Conceptual Issues in Evolutionary Biology*. Cambridge: MIT Press, pp. 193-216.
Huxley, J. (1965 [1943]), *La evolución*. Buenos Aires: Losada.
Illies, C. (2005), "Darwin's a priori insight: the structure and status of the principle of natural selection", in Hösle, V. & Illies, C. (eds.), *Darwinism and Philosophy*. Notre Dame: University of Notre Dame Press, pp. 58-82.
Jablonka, E. (2011a), "Lamarckian problematics in biology", in S. Gissis & E. Jablonka (eds.), *Transformation of Lamarckism*. Cambridge: The MIT Press, pp. 145-156.
Jablonka, E. (2011b), "Cellular epigenetic inheritance in the twenty-first century", in S. Gissis & E. Jablonka (eds.), *Transformation of Lamarckism*. Cambridge: The MIT Press, pp. 215-226.
Jablonka, E. & Lamb, M. (2005), *Evolution in Four Dimensions*. Cambridge: MIT Press.
Jablonka, E. & Lamb, M. (2010), "Transgenerational epigenetic inheritance", in M. Pigliucci & G. Müller (eds.), *Evolution: the Extended Synthesis*. Cambridge: MIT Press, pp. 137-174.
Jacob, F. (1973), *La lógica de lo viviente*. Barcelona: Laia.
Jacob, F. (1982), *El juego de lo posible*. Barcelona: Grijalbo.
Jacquard, A. (1986), *L'héritage de la liberté*. Paris: Seuil.
Janet, P. (1882), *Les causes finales*. Paris: Baillière.
Janvier, P. (2007), "L'impact du cladisme sur la recherche dans les sciences de la vie et de la Terre", in Tassy, P. (ed.), *L'ordre et la diversité du vivant*. Paris: Fayard, pp. 99-120.
Jenner, R. (2006), "Unburdening Evo-Devo: ancestral attractions, model organisms and basal baloney". *Development, Genetics and Evolution* 216, pp. 385-394.
Jenner, R. (2008), "Evo-Devo's identity: from model organism to developmental types", in A. Minelli & G. Fusco (eds.), *Evolving Pathways: Key Themes in Evolutionary Developmental Biology*. Cambridge: Cambridge University Press, pp. 100-120.

Kant, I. (1989[1786]), *Principios metafísicos de la ciencia de la naturaleza*. Alianza: Madrid.

Kauffman, S (1993), *The Origins of Order*. New York: Oxford University Press.

Kauffman, S. (1995), *At Home in the Universe*. London: Penguin.

Keller, E. (2000), *The Century of the Gene*. Cambridge: Harvard University Press.

Keller, E. (2011), "Self-organization, self-assembly, and the inherent activity of matter", in S. Gissis & E. Jablonka (eds.), *Transformation of Lamarckism*. Cambridge: The MIT Press, pp. 357-364.

Kellogg, V. (1907), *Darwinism To-day*. New York: Henry Holt & Co.

Kimura, M. (1991), "Recent developments of the neutral theory viewed from the wrightian tradition of population genetics". *Proceedings of the National Academy of Science* 88, pp. 5969-5973.

Kimura, M. (1998), "La théorie neutraliste de l'évolution moléculaire", in Le Guyader, H. (ed.), *L'évolution*. Paris: Pour la Science, pp. 150-159.

Kingsley, D. (2009), "Des atomes aux caractères". *Dossier pour la science* 63, pp. 34-41.

Kirby, W. (1835), *On the Power and the Goodness of God as Manifested in the Creation of Animals and in their History, Habits and Instincts*. London: W. Pickering.

Kirschner, M. & Gerhart, J. (2010), "Facilitated variation", in M. Pigliucci & G. Müller (eds.), *Evolution: The Extended Synthesis*. Cambridge: MIT Press, pp. 253-280.

Kitcher, P. (2001), *El avance de la ciencia*. México: UNAM.

Kohn, D. (2009), "Darwin's keystone: the principle of divergence", in M. Ruse & R. Richards (Eds): *The Cambridge Companion to The Origin of Species*. Cambridge: Cambridge University Press, pp. 87-108.

Koyré, A. (1977), "Galileo y la revolución científica del siglo XVII", in A. Koyré: *Estudios de historia del pensamiento científico*. Madrid: Siglo XXI, pp. 180-195.

Kreitman, M. (1997), "The neutral theory is dead, long live the neutral theory", in Ridley, M. (ed.), *Evolution*. Oxford: Oxford University Press, pp. 100-108.

Kutschera, U. & Niklas, K. (2004), "The modern theory of biological evolution: an expanded synthesis". *Naturwissenschaften* 91, pp. 225-276.

Lack, D. (1965), "Evolutionary ecology" (Being the Presidential address to the *British Ecological Society* on 5 January, 1965). *Journal of Ecology* 53 (2), pp. 237-245.

Lakatos, I. (1983), *La metodología de los programas de investigación científica*. Madrid: Alianza.

Laland, K.; Sterelny, K.; Odling-Smee, J.; Hoppitt, W.; Uller, T. (2011), "Cause and effect in biology Revisited. Is Mayr's proximate-ultimate dichotomy still useful?". *Science* 334, 1512-1516

Lalande, A. (1930), *Les illusions évolutionistes*. Paris: Félix Alcan.

Lalande, A. (1947), *Vocabulaire technique et critique de la philosophie*. Paris: PUF.

Lamarck, J. (1802), *Recherches sur l'organisation des corps vivants*. Paris: Maillard.

Laubichler, M. (2007a), "Does history recapitulate itself? Epistemological reflections on the origins of Evolutionary Developmental Biology", in M. Laubichler & J. Maienschein (eds.), *From Embryology to Evo-Devo*. Cambridge: MIT Press, pp. 13-34.

Laubichler, M. (2007b), "Evolutionary Developmental Biology", in D. Hull & M. Ruse (eds.), *The Cambridge Companion to the Philosophy of Biology*. Cambridge: Cambridge University Press, pp. 342-360.

Laubichler, M. (2009), "Form and function in Evo-Devo: historical and conceptual reflections", in M. Laubichler & J. Maienschein (eds.), *Form and Function in Developmental Evolution*. Cambridge), Cambridge University Press, pp. 10-46.

Laubichler, M. (2010), "Evolutionary developmental biology offers a significant challenge to the Neo-Darwinian paradigm", in F. Ayala & R. Arp (eds.), *Contemporary Debates in Philosophy of Biology*. Malden: Wiley-Blackwell, pp. 199-212.

Le Guyader, H. (1998), *Geoffroy Saint Hilaire: un naturaliste visionnaire*. Paris: Belin.

Le Guyader, H. (2000), "Une revolution, le principe de subordination des caractères". *Revue d'Histoire des Sciences* 53 (3/4), pp. 339-379.

Le Guyader, H. (2003), *Classification et évolution*. Paris: La Pommier.

Le Guyader, H. (2009), "La théorie synthétique de l'évolution revisitée". *Dossier pour la science* 63, pp. 22-27.

Lecointre, G. & Le Guyader, H. (2001), *Classification phylogénetique du vivant*. Paris: Belin.

Lennox, J. (1993), "Darwin was a teleologist?". *Biology & Philosophy* 8, pp. 409-21.

Lewens, T. (2007), *Darwin*. London: Routledge.

Lewontin, R. (1979), "La adaptación", in *Evolución*. Barcelona: Labor, pp. 139-153.

Lewontin, R. (1985), "The organism as subject and object of evolution", in R. Lewontin & R. Levins: *The Dialectical Biologist*. Cambridge: Harvard University Press, pp. 83-93.

Lewontin, R. & Caspari, E. (1960), "Developmental selection of mutations". *Science* 132, pp. 1688-1692.

Lewontin, R. (2000), *The Triple Helix*. Cambridge: Harvard University Press.

Linde Medina, M. (2010), "Natural selection and self-organization: a deep dichotomy in the study of organic form". *Ludus Vitalis* 34, pp. 25-56.

Loison, L. (2010), *Qu'est-ce que le néolamarckisme?* Paris: Vuibert.

López Beltrán, C. (1998), "Narrativa y explicación en las ciencias naturales", in S. Martínez & A. Barahona (eds.), *Historia y explicación en biología*. México: Fondo de Cultura Económica, pp. 197-211.

Lorenz, K. (1986), *Fundamentos de etología*. Barcelona: Paidós.

Lorenz, K. (1993), *La ciencia natural del hombre* (El manuscrito de Rusia, 1944-1948). Barcelona: Tusquets.

Losee, J. (1989), *Filosofía de la ciencia e investigación histórica*. Madrid: Alianza.

Love, A. (2003), "Evolutionary morphology, innovation, and the synthesis of evolutionary developmental biology". *Biology & Philosophy* 18, pp. 309-345.

Love, A. (2007), "Morphological and paleontological perspectives for a history of Evo-Devo", in M. Laubichler & J. Maienschein (eds.), *From Embryology to Evo-Devo*. Cambridge: MIT Press, pp. 267-308.

Love, A. (2010), "Rethinking the structure of evolutionary synthesis and its extensions", in M. Pigliucci & G. Müller (eds.), *Evolution: The Extended Synthesis*. Cambridge: MIT Press, pp. 403-442.

Marshall, C. (2010), "The next 150 years: towards a richer theoretical biology", in M. Bell; D. Futuyma; W. Eanes; J. Levinton (eds.), *Evolution Since Darwin: The First 150 years*. Sunderland: Sinauer, pp. 657-662.

Martínez, M. (2007), "La selección natural y su papel causal en la generación de la forma", in A. Rosas (ed.), *Filosofía, darwinismo y evolución*. Bogotá: Universidad Nacional de Colombia, pp. 19-35.

Martínez, M. (2008), *Selección natural y constreñimientos del desarrollo. Tomando en serio a la causalidad descendente*. Bogotá: Universidad Nacional de Colombia [tesis doctoral].

Martínez, M. (2009), "Los constreñimientos del desarrollo y la integración evo-devo: precisiones y distinciones en torno al tema". *Acta Biológica Colombiana* 14, 151-168.

Martínez, M. & Moya, A. (2011), "Natural selection and multi-level causation". *Philosophy & Theory in Biology* 3, e202.

Martínez, S. (1997), *De los efectos a las causas*. México: Paidós // UNAM.

Martínez, S. (1998), "Sobre la relación entre teoría y causalidad en la biología", in S. Martínez & A. Barahona (eds.), *Historia y explicación en biología*. México: Fondo de Cultura Económica, pp. 23-41.

Mayhew, P. (2006), *Discovering Evolutionary Ecology*. Oxford: Oxford University Press.

Maynard Smith, J. (1993), *The Theory of Evolution*. Cambridge: Cambridge University Press.

Maynard Smith, J.; Burian, R.; Kauffman, S.; Alberch, P.; Campbell, B.; Goodwin, B.; Lande, R.; Raup, D.; Wolpert, L. (1985), "Developmental constraints and evolution". *The Quarterly Review of Biology* 60 (3), pp. 265-287.

Mayr, E. (1961), "Cause and effect in biology". *Science* 134, pp. 1501-1506.

Mayr, E. (1983), "How to carry out the adaptationist program?" *American Naturalist*, 121, pp. 324-33.

Mayr, E. (1988), *Toward a New Philosophy of Biology*. Cambridge: Harvard University Press.

Mayr, E. (1992), *Una larga controversia: Darwin y el darwinismo*. Barcelona), Crítica.

Mayr, E. (1998), *Así es la biología*. Madrid: Debate.

Medawar, P. (1961), *El futuro del hombre*. Zaragoza: ACRIBIA.

Merlin, F. (2010), "Evolutionary chance mutation: a defense of the modern synthesis' consensus view". *Philosophy & Theory in Biology* 3, e103.

Merlin, F. (2011), "Le 'hasard évolutionnaire' de toute mutation génétique ou la vision consensuelle de la Synthèse Moderne". *Bulletin d'histoire et d'épistemologie des sciences de la vie* 18 (1), pp. 79-108.

McGinnis, W & Kusiora, M. (1998), "Les gènes du développement", in Le Guyader, H. (ed.), *L'évolution*. Paris: Pour la Science, pp. 163-172.

McKinney, M. (1998), "La escalera estadística de la evolución: el desarrollo embrionario como generador de la complejidad", in J. Wasgensberg & J. Agustí (eds.), *El progreso: ¿un concepto acabado o emergente?* Barcelona: Tusquets, pp. 267-308.

Minelli, A. (2009), *Forms of Becoming: the Evolutionary Biology of Development*. Princeton: Princeton University Press.

Minelli, A. (2010), "Evolutionary developmental biology does not offer a significant challenge to the Neo-Darwinian paradigm", in F. Ayala & R. Arp (eds.), *Contemporary Debates in Philosophy of Biology*. Malden: Wiley-Blackwell, pp. 213-226.

Montalenti, G. (1983), "Desde Aristóteles hasta Demócrito, vía Darwin", in F. Ayala & T. Dobzhansky (eds.), *Estudios sobre filosofía de la biología*. Barcelona: Ariel, pp. 25-44.

Monod, J. (1971), *El azar y la necesidad*. Caracas: Monte Ávila.

Morange, M. (2011), *La vie, l'évolution et lhistoire*. Paris: Odile Jacob.

Moss, L. (2003), *What Genes can't do*. Cambridge: MIT Press.

Moya, A. & Latorre, A. (2004), "las concepciones internalista y externalista de la evolución biológica". *Ludus Vitalis* 21, pp. 179-196.

Müller, F. (1864), *Für Darwin*. Leipzig: W. Engelmann.

Müller, F. (1879), "Ituna and Thyridia: a remarkable case of mimicry in Butterflies". *Transactions of the Entomological Society of London* 1879, pp. xx-xxix.

Müller, G. (2007a), "Evo-Devo: extending the evolutionary synthesis". *Nature Reviews Genetics* 8, pp. 943-949.

Müller, G. (2007b), "Six memos for *Evo-Devo*", in M. Laubichler & J. Maienschein (eds.), *From Embryology to Evo-Devo*. Cambridge: MIT Press, pp. 499-524.

Müller, G. (2008), "Evo-Devo as a discipline", in A. Minelli & G. Fusco (eds.), *Evolving Pathways: Key Themes in Evolutionary Developmental Biology*. Cambridge: Cambridge University Press, pp. 5-30.

Müller, G. (2010), "Epigenetic innovation", in M. Pigliucci & G. Müller (eds.), *Evolution: The Extended Synthesis*. Cambridge: MIT Press, pp. 307-332.

Neander, K. (1995), "Pruning the tree of life". *The British Journal for the Philosophy of Science* 46(1), pp. 59-80.

Newton, I. (1962[1726]), *Mathematical Principles of Natural Philosophy*. Berkeley: University of California Press.

Nedelcu, A. & Michod, R. (2004), "Evolvality", in G. Schlosser & G. Wagner (eds.), *Modularity in Development and Evolution*. Chicago: The University of Chicago Press, pp. 490-518.

Nuño, L. & Etxeberría, A. (2010), "¿Fue Darwin el Newton de la brizna de hieba? La herencia de Kant en la teoría darwinista de la evolución". *ÉNDOXA* 24, pp. 185-216.

Olivieri, I. (2010), "Théorie synthétique et saltationnisme", in A. Prochiantz (ed.), *Darwin: 200 ans*. Paris: Odile Jacob, pp. 61-84.

Orians, G. (1962), "Natural selection and ecological theory". *The American Naturalist* 96 (890), pp. 257-263.

Oyama, S. (1985), *The Ontogeny of Information*. Cambridge: Cambridge University Press.

Padian, K. (2004), *De Darwin aux dinosaures: essai sur l'idée d'évolution*. Paris: College de France / O. Jacob.

Paley, W. (1809), *Natural Theology*. London: J. Faulder.

Panchen, A. (1992), *Classification, Evolution and the Nature of Biology*. Cambridge: Cambridge University Press.

Panchen, A. (2001), "Étienne Geoffroy Saint-Hilaire: father of evo-devo?". *Evolution & Development* 3 (1), pp. 41-46.

Papavero, N. (2003), "Fritz Müller e a comprovação da teoria de Darwin", in H. Domingues; M. Romero Sá, M.; T. Glick (eds.), *A Recepção do Darwinismo no Brasil*. Rio de Janeiro: FIOCRUZ, pp. 29-44.

Piaget, J. (1969), *Biología y conocimiento*. Madrid: Siglo XXI.

Pigliucci, M. (2007), "Do we need an extended evolutionary synthesis?". *Evolution* 61, pp. 2743-2749.
Pigliucci, M. & Müller, G. (2010), "Elements of and extended evolutionary synthesis", in M. Pigliucci & G. Müller (eds.), *Evolution: The Extended Synthesis*. Cambridge: MIT Press, pp. 3-18.
Plutynski, A. (2007), "Neutralism", in M. Matthen & C. Stephens (eds.), *Philosophy of Biology*. Amsterdan: Elsevier, pp. 129-140.
Popper, K. (1962), *La lógica de la investigación científica*. Madrid: Tecnos.
Popper, K. (1973), *Miseria del historicismo*. Madrid: Alianza.
Popper, K. (1977), *Búsqueda sin término*. Madrid: Tecnos.
Poulton, E. (1908), *Essays on Evolution*. Oxford: Clarendon Press.
Prigogine, I. & Stengers, I. (1979), *La nueva alianza*. Madrid: Alianza.
Queiroz, K. (1999), "The general lineage concept of species and the defining properties of the species category", in R. Wilson (ed.), *Species.* Cambridge: MIT Press, pp. 49-90.
Quine, W. (1974), "Géneros naturales", in W. Quine: *La relatividad ontológica y otros ensayos*. Madrid: Tecnos, pp. 147-176.
Radman, M.; Taddei, F.; Matic, I. (2009), "SOS génome: réparation et étvolution". *Dossier pour la science* 63, pp. 42-51.
Raff, R. (1996), *The Shape of Life: Genes, Development and the Evolution of Animal Form*. Chicago: The University of Chicago Press.
Raff, R. (2000), "Evo-devo: the evolution of a new discipline". *Nature Reviews Genetics* 1, pp. 74-79.
Rassoulzadegan, M. (2011), "An evolutionary role for RNA-mediated epigenetic variation?", in S. Gissis. & E. Jablonka (eds.), *Transformation of Lamarckism*. Cambridge: The MIT Press, pp. 227-236.
Reiss, J. (2009), *Not by Design: Retiring Darwin's Watchmaker*. Berkeley: University of California Press.
Schmitt, S. (2004), *Historie d'une question anatomique: la répétition des parties*. Paris: Muséum National de Histoire Naturelle.
Skinner, B. (1987[1974]), *Sobre el conductismo*. Buenos Aires: Orbis.
Ricqulès, A. (2010), "Une brève histoire de l'évolutionnisme", in A. Prochiantz (ed.), *Darwin: 200 ans*. Paris: Odile Jacob, pp. 13-60.
Ridley, M. (1972), "Co-adaptation and the inadequacy of natural selection". *British Journal for the History of Science* 15, pp. 45-68.
Robert, J. (2002), "How developmental is evolutionary developmental biology?". *Biology & Philosophy* 17, pp. 591-611.
Roget, P. (1840), *Animal and Vegetable Physiology Considered with Reference to Natural Theology* (The Bridgewater treatises 5º, V. I). London: W. Pickering.
Rosenberg, A. (1994), *Instrumental Biology or the Disunity of Science*. Chicago: The University of Chicago Press.

Rosenberg, A. (2006), *Darwinian Reductionism*. Chicago: The University of Chicago Press.
Rostand, J. (1932), *Lévolution des espèces*. Paris: Hachette.
Ruse, M. (1979), *La filosofía de la biología*. Madrid: Alianza.
Ruse, M. (1983), *La revolución darwinista*. Madrid: Alianza.
Ruse, M. (1987), *Tomándose a Darwin en serio*. Barcelona: Salvat.
Ruse, M. (1989), *Sociobiología*. Madrid: Cátedra.
Ruse, M. (2006), *Darwinism and its Discontents*. Cambridge: Cambridge University Press.
Ruse, M. (2008), *Charles Darwin*. Buenos Aires: Katz.
Russell, E. (1916), *Form and Function*. London: Murray.
Sadler, T. (2001), *Medical Embryology*. Buenos Aires: Williams & Wilkins.
Salmon, W. (1998), *Causality and Explanation*. Oxford: Oxford University Press.
Sansom, R. (2009), "The nature of developmental constraints and the difference-maker argument for externalism". *Biology & Philosophy* 24, pp. 441-459.
Schlosser, G. (2004), "The role of modules in development and evolution", in G. Schlosser & G. Wagner, G. (eds.), *Modularity in Development and Evolution*. Chicago: The University of Chicago Press, pp. 519-582.
Schlosser, G. (2007), "Functional and developmental constraint on life-cycle evolution", in R. Sansom & R. Brandon (eds.), *Integrating Evolution and Development*. Cambridge: MIT Press, pp. 113-172.
Schlosser, G. & Wagner, G. (2004), "The modularity concept in developmental and evolutionary biology", introduction to G. Schlosser & G. Wagner, G. (eds.), *Modularity in Development and Evolution*. Chicago: The University of Chicago Press, pp. 1-11.
Semper, K. (1881), *Animal Life as Affected by the Natural Conditions of Existence*. New York: Appleton & Co.
Shubin, N. (2009), "Ce vieux corps". *Dossier pour la science* 63, pp. 106-109.
Smocovitis, V. (2010), "Where are we? Historical reflections on evolutionary biology in the twentieth century", in M. Bell; D. Futuyma; W. Eanes; J. Levinton (eds.), *Evolution Since Darwin: the First 150 years*. Sunderland: Sinauer, pp. 49-58.
Sober, E. (1984), *The Nature of Selection*. Chicago: The Chicago Univ. Press.
Sober, E. (1988), *Reconstructing the Past: Parsimony, Evolution, and Inference*. Cambridge: MIT Press.
Sober, E. (1993), *Philosophy of Biology*. Oxford: Oxford University Press.
Sober, E. (1994), *From a Biological Point of View*. Cambridge: Cambridge University Press.
Sober, E. (1999), "Modus Darwin". *Biology & Philosophy* 14, pp. 253-278.

Sober, E. (2003), "Metaphysical and epistemological issues in modern Darwinian theory", in J. Hodge & G. Radick (eds.), *The Cambridge Companion to Darwin*. Cambridge: Cambridge University Press, pp. 267-289

Sober, E. (2008), *Evidence and Evolution*. Cambridge: Cambridge University Press.

Sober, E. (2009), "¿Escribió Darwin el *Origen* al revés?". *Teorema* 28, pp. 45-69.

Stebbins, L. (1966), *Processes of Organic Evolution*. Englewood Cliffs), Prentice-Hall.

Stephens, C. (2007), "Natural selection", in M. Matthen & C. Stephens (eds.), *Philosophy of Biology*. Amsterdan: Elsevier, pp. 111-127.

Sterelny, K. (2000), "Development, evolution, and adaptation". *Philosophy of Science* 67 (Proceedings, Part II): S369-S387.

Sterelny, K. (2001), "Punctuated equilibrium and macro-evolution", in K. Sterelny, *The Evolution of Agency and other Essays*. Cambridge: Cambridge University Press, pp. 109-128

Sterelny, K. (2004), "Symbiosis, evolvability and modularity", in G. Schlosser & G. Wagner (eds.), *Modularity in Development and Evolution*. Chicago: The University of Chicago Press, pp. 490-518.

Sterelny, K. (2007), "What is evolvability", in M. Matthen & C. Stephens (eds.), *Philosophy of Biology*. Amsterdan: Elsevier, pp. 163-178.

Sterelny, K. & Griffiths, P. (1999), *Sex and Death*. Chicago: The Chicago University Press.

Sterelny, K.; Smith, K.; Dickison, M. (2001), "The extended replicator", in K. Sterelny: *The Evolution of Agency and other Essays*. Cambridge: Cambridge University Press, pp. 53-80.

Tassy, P. (1991), *Le message des fossils*. Paris: Hachette.

Tassy, P. (1998a), "L'avénement de la cladistique", in Le Guyader, H. (ed.), *L'évolution*. Paris: Pour la Science, pp. 101-104.

Tassy, P. (1998b), *L'arbre a remonter le temps*. Paris: Diderot.

Tillier, S. (1998), "Les équilibres ponctués: le tempo de l'évolution en question", in Le Guyader, H. (ed.), *L'évolution*. Paris: Pour la Science, pp. 53-56.

Tinbergen, N. (1979[1965]), "Conducta y selección natural", in N. Tinbergen: *Estudios de etología* II. Madrid: Alianza, pp. 98-118.

Tinbergen, N. (1985[1968]), "Guerra y paz en los anímales y en el hombre" (conferencia inaugural de la *Cátedra de comportamiento animal* de la Universidad de Oxford), in H. Friedrich (ed.), *Hombre y animal*. Madrid: Orbis, pp. 163-189.

Tort, P. (1997), *Darwin et le darwinisme*. Paris: PUF.

Toulmin, S. (1961), *Foresight and Understanding*, Indianapolis: Indiana University Press.
Van Valen, L. (1973), "Review: Festschrift. Evolutionary Biology". *Science* 4085, p.488.
Von Uexkull, J. (1945[1913]), *Ideas para una concepción biológica del mundo*. Buenos Aires: Espasa Calpe.
Waddington, C. (1957), *The Strategy of the Genes*. London: Allen & Unwin.
Waddington, C. (1961), *The Nature of Life*. London: Allen & Unwin.
Waddington, C. (1976), "Las ideas básicas de la biología", in C. Waddington (ed.), *Hacía una biología teórica*. Madrid: Alianza, pp. 17-53.
Wagner, G. (2007), "How wide and how deep is the divide between population genetics and developmental evolution?". *Biology & Philosophy* 22, pp. 145-153.
Wagner, G. (2010), "Evolvability: the missing piece in the neo-darwinian synthesis", in M. Bell; D. Futuyma; W. Eanes; J. Levinton (eds.), *Evolution Since Darwin: the First 150 years*. Sunderland: Sinauer, pp. 197-214.
Wagner, G. & Draghi, G. (2010), "Evolution of evolvability", in M. Pigliucci & G. Müller (eds.), *Evolution: the Extended Synthesis*. Cambridge: MIT Press, pp. 379-400.
Wagner, G. & Schlosser, G (2004), "The modularity concept in developmental and evolutionary biology", introducción a G. Schlosser & G. Wagner (eds.), *Modularity in Development and Evolution*. Chicago: The University of Chicago Press, pp. 1-14.
Wagner, G. & Schwenk, K. (2000), "Evolutionarily stable configurations: functional integration and the evolution of phenotypic stability". *Evolutionary Biology* 31, pp. 155-227.
Wagner, G. & Schwnenk, K. (2003), "Constraint", in B. Hall & W. Olson (eds.), *Keywords and Concepts in Evolutionary Developmental Biology*. Cambridge: Harvard University Press, pp. 52-60.
Wallace, A. (1871), "Mimicry, and other protective resemblances among animals", in A. Wallace, *Contributions to the Theory of Natural Selection*. London: Macmillan, pp. 45-129.
Wallace, A. (1889), *Darwinism: an Exposition of the Theory of Natural Selection with Some of its Applications*. New York: Macmillan.
Wallace, A. (1891), "Creation by law", in A. Wallace, *Natural Selection and Tropical Nature*. London: Macmillan, pp. 141-166.
Walsh, D. (2007), "Development: three grades of ontogenetic involvement", in M. Mauthen & C. Stephens (eds.), *Philosophy of Biology*. Amsterdam: Elsevier, pp. 179-200.

Waters, K. (2003), "The arguments in the *Origin of Species*", in J. Hodge & G. Radick, G. (eds.), *The Cambridge Companion to Darwin*. Cambridge: Cambridge University Press, pp. 116-137.
Webster, G. (1996), "The problem of form", in G. Webster & B. Goodwin: *Form and Transformation*. Cambridge: Cambridge University Press, pp. 3-125.
Webster, G. & Goodwin, B. (1996), *Form and Transformation*. Cambridge: Cambridge University Press.
Weissman, C. (2011), "Germinal selection: a Weissmaniam solution to lamarckian problematics", in S. Gissis & E. Jablonka (eds.), *Transformation of Lamarckism*. Cambridge: The MIT Press, pp. 57-66.
West-Eberhard, M. (2003), *Developmental Plasticity and Evolution*. Oxford: Oxford University Press.
Whewell, W. (1837), *History of the Inductive Sciences* III. London: Parker.
Whewell, W. (1847), *The Philosophy of the Inductive Sciences* I. London: Parker.
Whyte, L. (1960a), "Developmental selection of mutations". *Science* 132, p.954.
Whyte, L. (1960b), "Developmental selection of mutations" [réplica a R. Lewontin & E. Caspari 1960]. *Science* 132, pp. 1692-1694.
Whyte, L. (1964), "Internal factors in evolution". *Acta Biotheoretica* 17, p.33.
Whyte, L. (1965), *Internal Factors in Evolution*. New York: Braziller.
Wiley, E. (1981), *Phylogenetics*. New York: Wiley & sons.
Wilkins, A. (2002), *The Evolution of Developmental Pathways*. Sunderland: Sinauer.
Wilkins, A. (2011), "Epigenetic inheritance: where does the field stand today what do we still need to know?", in S. Gissis & E. Jablonka (eds.), *Transformation of Lamarckism*. Cambridge: The MIT Press, pp. 389-393.
Williams, G. (1966), *Adaptation and Natural Selection*. Princeton: Princeton University Press.
Williams, G. (1992), *Natural Selection*. Oxford: Oxford University Press.
Wilson, D. (2004), "Los grupos humanos como unidades adaptativas: hacia un consenso teórico permanente". *Ludus Vitalis* 21, pp. 91-108.
Wilson, E. (1980), *Sociobiología: la nueva síntesis*. Barcelona: Omega.
Wimsatt, W. (2007), "Echoes of Haeckel? Reentrenching development in evolution", in M. Laubichler & J. Maienschein (eds.), *From Embryology to Evo-Devo*. Cambridge: MIT Press, pp. 309-355.
Wouters, A. (2007), "Design explanations: determining the constraints on what can be alive". *Erkenntnis* 67, pp. 65-80.
Wray, G. (2010), "Embryos and evolution. Fifty years of reciprocal illuminations", in M. Bell; D. Futuyma; W. Eanes; J. Levinton (eds.), *Evolution Since Darwin: the First 150 Years*. Sunderland: Sinauer, pp. 215-240.

ALGUNOS TÍTULOS DE LA COLECCIÓN
ESLABONES EN EL DESARROLLO DE LA CIENCIA

DEL A.D.N. A LA HUMANIDAD
HOMENAJE A FRANCISCO JOSÉ AYALA
Editora: Lucrecia Burges

LA MENTE ESTÉTICA
LOS ENTRESIJOS DE LA PSICOLOGÍA DEL ARTE
Gisèle Marty

LAS ANDANZAS DEL CABALLERO INEXISTENTE
REFLEXIONES EN TORNO AL CUERPO
Y LA ANTROPOLOGÍA FÍSICA
José Luis Vera Cortés

NATURALEZA Y DIVERSIDAD HUMANA
Editores: Raúl Gutiérrez Lombardo;
Jorge Martínez Contreras; José Luis Vera Cortés

ARQUEOLOGÍA COGNITIVA PRESAPIENS
ACERCARSE A LA MENTE DE NUESTROS ANCESTROS.
UNA APROXIMACIÓN HISTÓRICA AL CASO OLDOWAN
Aura Ponce de León

FUEGO Y VIDA
FUENTES DEL PENSAMIENTO QUÍMICO DE BUFFON
Violeta Aréchiga

EPISTEMOLOGÍA Y PSICOLOGÍA COGNITIVA
UN ACERCAMIENTO AL ESTUDIO DE LA JUSTIFICACIÓN
Jonatan García Campos

LA SEGUNDA AGENDA DARWINIANA
CONTRIBUCIÓN PRELIMINAR A UNA HISTORIA
DEL PROGRAMA ADAPTACIONISTA
Gustavo Caponi

DE GENES, DIOSES Y TIRANOS
LA DETERMINACIÓN BIOLÓGICA DE LA MORAL
Camilo José Cela Conde

RETRATOS DEL CEREBRO COMPASIVO
UNA REFLEXIÓN EN LA NEUROCIENCIA SOCIAL,
LOS POLICÍAS Y EL GÉNERO
Roberto Emmanuele Mercadillo

La evo-devo ya está ahí. Despuntó en el horizonte de la biología evolucionaria y se instaló como un nuevo campo de investigación. Los estudios embriológicos, que la nueva síntesis había dejado fuera de la agenda evolucionista, vuelven al centro de la escena y muestran que en la ontogenia pueden encontrarse datos y claves de importancia crucial para el estudio de los fenómenos evolutivos. La novedad en curso es importante porque la biología evolucionaria del desarrollo entraña algo más que un nuevo dominio de estudios. En ella se está articulando una nueva teoría sobre los fenómenos evolutivos, distinta de la teoría de la selección natural. Una teoría que, ofreciéndose como complementaria y no como contraria o alternativa a esta última, tampoco puede considerarse su mera subalterna. La teoría que se está articulando en el dominio de la evo-devo persigue objetivos que le son propios y que siempre fueron ajenos a la selección natural. Es eso lo que la define como una teoría nueva e independiente; una que puede ser distinta de aquélla, sin por eso oponérsele.

La filosofía de la biología debe reconocer ahora ese hecho y asumir sus consecuencias. Al hacer esto, la reflexión epistemológica podrá contribuir a que la relación entre ese nuevo dominio de los estudios evolucionarios y los desarrollos clásicos de la teoría de la selección natural sea mejor comprendida, evitándose las polémicas estériles sin valor real para la ampliación del conocimiento y para la explicación de los fenómenos evolutivos. Está ocurriendo una gran novedad en el dominio de la biología evolucionaria, pero ello no implica una impugnación de aquello que la nueva síntesis consideró como sus conquistas más relevantes. Estamos ante una gran transformación que tiene la forma de una concertación a ser articulada y no la de una revolución ante la cual sólo quede plegarse o resistirse. Dejando a un lado su vocación de búhos, los filósofos de la biología pueden contribuir a que esa articulación se realice, y es a eso que este libro apunta.

SEP

ESLABONES EN EL DESARROLLO DE LA CIENCIA